

1. Đại cương về nấm mốc
2. Nấm roi - nấm trứng (ngành phụ Chytridiomycotina).
3. Ngành phụ Nấm tiếp hợp (Zygomycotina = lớp Zygomycetes)
4. Ngành phụ Nấm Bất Toàn (Deuteromycotina = lớp Deuteromycetes)
5. Ngành phụ nấm Đâm (Basidiomycotina = Lớp Basidiomycetes)
6. Ngành phụ Nấm Bất Toàn (Deuteromycotina = lớp Deuteromycetes)
7. Vai trò hữu dụng của nấm trong chế biến thực phẩm

Đại cương về nấm mốc

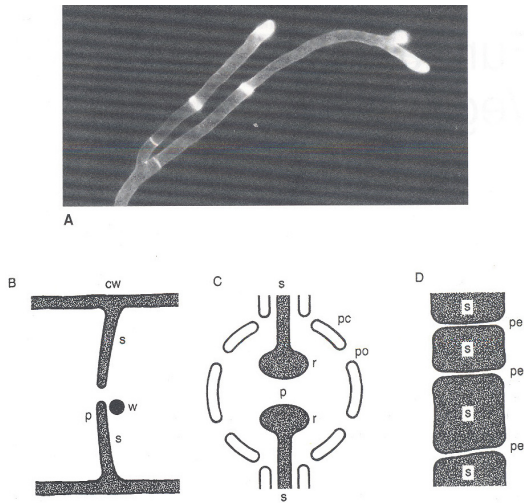
Nấm mốc (fungus, mushroom) là vi sinh vật chân hạch, ở thể tản (thalophyte), tế bào không có diệp lục tố, sống dị dưỡng (hoại sinh, ký sinh, cộng sinh), vách tế bào cấu tạo chủ yếu là chitin, có hay không có celuloz và một số thành phần khác có hàm lượng thấp. Nấm học (Mycology) được khai sinh bởi nhà thực vật học người Ý tên là Pier Antonio Micheli (1729) qua tài liệu công bố “giống cây lạ” (Nova Plantarum Genera) nhưng theo Giáo sư Ekriksson Gunnar (1978) thì người có công nghiên cứu sâu về nấm mốc lại là Elias Fries (1794 - 1874). Theo Elizabeth Tootyll (1984) nấm mốc có khoảng 5.100 giống và 50.000 loài được mô tả, tuy nhiên, ước tính có trên 100.000 đến 250.000 loài nấm hiện diện trên trái đất. Nhiều loài nấm mốc có khả năng ký sinh trên nhiều ký chủ như động vật, thực vật, đặc biệt trên con người, cây trồng, vật nuôi, sản phẩm sau thu hoạch chưa hoặc đã qua chế biến, bảo quản. Một số là tác nhân gây bệnh, làm hư các thiết bị thủy tinh bảo quản không tốt nhưng cũng có nhiều loài có ích như tổng hợp ra axit hữu cơ, thuốc kháng sinh, vitamin, kích thích tố tăng trưởng thực vật đã được đưa vào sản xuất công nghiệp và có một số nấm được dùng làm đối tượng nghiên cứu về di truyền học.

Hình dạng, kích thước, cấu tạo của nấm mốc

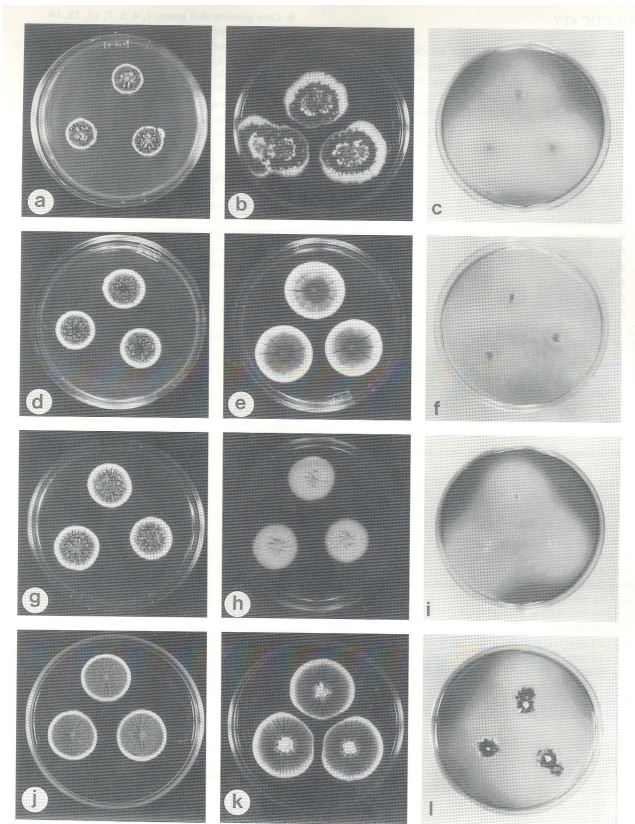
Hình dạng và kích thước

Một số ít nấm ở thể đơn bào có hình trứng (yeast=nấm men), đa số có hình sợi (filamentous fungi=nấm sợi), sợi có ngăn vách (đa bào) hay không có ngăn vách (đơn bào). Sợi nấm thường là một ống hình trụ dài có kích thước lớn nhỏ khác nhau tùy loài. Đường kính của sợi nấm thường từ 3-5 μ m, có khi đến 10 μ m, thậm chí đến 1mm. Chiều dài của sợi nấm có thể tới vài chục centimet. Các sợi nấm phát triển chiều dài theo kiểu tăng trưởng ở ngọn (Hình 1.1). Các sợi nấm có thể phân nhánh và các nhánh có thể lại phân nhánh liên tiếp tạo thành hệ sợi nấm (mycelium) khí sinh xù xì như bông. Trên môi trường đặc và trên một số cơ chất trong tự nhiên, bào tử nấm, tế bào nấm hoặc một đoạn sợi nấm

có thể phát triển thành một hệ sợi nấm có hình dạng nhất định gọi là khuẩn lạc nấm (Hình 1.2)



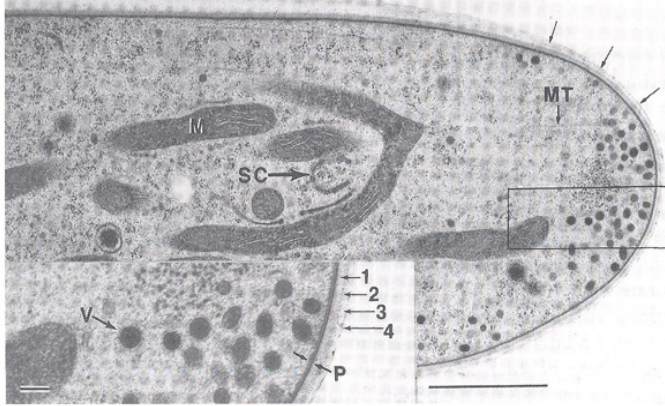
Hình 1.1 Sợi nấm và cấu tạo
vách tế bào sợi nấm
(theo Samson và ctv., 1995)



Hình 1.2. Một số dạng khuẩn lạc nấm (theo Samson và ctv., 1995)

Cấu tạo

Tế bào nấm có cấu trúc tương tự như những tế bào vi sinh vật chân hạch khác được mô tả và trình bày như ở Hình 1.3



Hình 1.3 Cấu tạo tế bào sợi nấm *Fusarium* (theo Howard R J & Heist J R., 1979) (Chú thích: MT: vi ống, M: ty thể, SC: bộ Golgi, V: bong(túi) đỉnh, P: màng sinh chất 4 lớp)

Vách tế bào nấm cấu tạo bởi vi sợi chitin và có hoặc không có celluloz. Chitin là thành phần chính của vách tế bào ở hầu hết các loài nấm trừ nhóm Oomycetina. Những vi sợi chitin được hình thành nhờ vào enzym chitin syntaz (Hình 1.4).

SORRY, THIS MEDIA TYPE IS NOT SUPPORTED.

Hình 1.4. Con đường tổng hợp chitin

Tế bào chất của tế bào nấm chứa mạng nội mạc (endoplasmic reticulum), không bào (vacuoles), ty thể (mitochondria) và hạt dự trữ (glycogen và lipid), đặc biệt cấu trúc ty thể ở tế bào nấm tương tự như cấu trúc ty thể ở tế bào thực vật. Ngoài ra, tế bào nấm còn có ribô thể (ribosomes) và những thể khác chưa rõ chức năng.

Tế bào nấm không có diệp lục tố, một vài loài nấm có rải rác trong tế bào một loại sắc tố đặc trưng mà Matsueda và ctv. (1978) đầu tiên ly trích được và gọi là neocercosporin (C₂₉H₂₆O₁₀) có màu tím đỏ ở nấm *Cercosporina kikuchi*.

Tế bào nấm không nhất thiết có một nhân mà thường có nhiều nhân. Nhân của tế bào nấm có hình cầu hay bầu dục với màng đôi phospholipid và protein dày 0,02 m, bên trong màng nhân chứa ARN và ADN.

Dinh dưỡng và tăng trưởng của nấm mốc

Hầu hết các loài nấm mốc không cần ánh sáng trong quá trình sinh trưởng. Tuy nhiên, có một số loài lại cần ánh sáng trong quá trình tạo bào tử (Buller, 1950). Nhiệt độ tối thiểu cần cho sự phát triển là từ 20°C đến 50°C, tối hảo từ 220°C đến 270°C và nhiệt độ tối đa mà chúng có thể chịu đựng được là 350°C đến 400°C, cá biệt có một số ít loài có thể sống sót ở 00°C và ở 600°C. Nói chung, nấm mốc có thể phát triển tốt ở môi trường axit (pH=6) nhưng pH tối hảo là 5 - 6,5, một số loài phát triển tốt ở pH < 3 và một số ít phát triển ở pH > 9 (Ingold, 1967).

Oxi cũng cần cho sự phát triển của nấm mốc vì chúng là nhóm hiếu khí bắt buộc và sự phát triển sẽ ngưng khi không có oxi và dĩ nhiên nước là yếu tố cần thiết cho sự phát triển.

Theo Alexopoulos và Minns (1979) cho biết nấm mốc có thể phát triển liên tục trong 400 năm hay hơn nếu các điều kiện môi trường đều thích hợp cho sự phát triển của chúng.

Nấm mốc không có diệp lục tố nên chúng cần được cung cấp dinh dưỡng từ bên ngoài (nhóm dị dưỡng), một số sống sót và phát triển nhờ khả năng ký sinh (sống ký sinh trong cơ thể động vật hay thực vật) hay hoại sinh (saprophytes) trên xác bã hữu cơ, cũng có nhóm nấm rễ hay địa y sống cộng sinh với nhóm thực vật nhất định.

Theo Alexopoulos và Mims (1979) cho biết nguồn dưỡng chất cần thiết cho nấm được xếp theo thứ tự sau: C, O, H, N P, K, Mg, S, B, Mn, Cu, Zn, Fe, Mo và Ca. Các nguyên tố này hiện diện trong các nguồn thức ăn vô cơ đơn giản như glucos, muối ammonium... sẽ được nấm hấp thu dễ dàng, nếu từ nguồn thức ăn hữu cơ phức tạp nấm sẽ sản sinh và tiết ra bên ngoài các loại enzym thích hợp để cắt các đại phân tử này thành những phân tử nhỏ để dễ hấp thu vào trong tế bào.

Sinh sản của nấm mốc

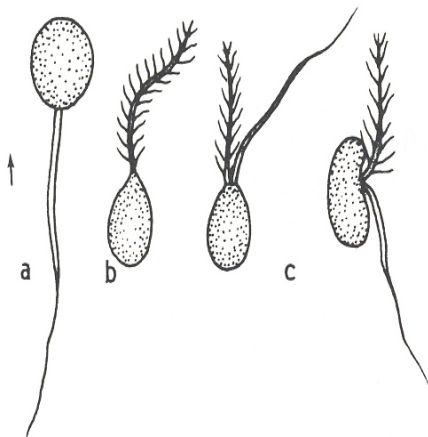
Nói chung, nấm mốc sinh sản dưới 2 hình thức: vô tính và hữu tính. Trong sinh sản vô tính, nấm hình thành bào tử mà không qua việc giảm phân, trái lại trong sinh sản hữu tính nấm hình thành 2 loại giao tử đực và cái.

Sinh sản vô tính

The Alexopoulos và Mims (1979), nấm mốc sinh sản vô tính thể hiện qua 2 dạng: sinh sản dinh dưỡng bằng đoạn sợi nấm phát triển dài ra hoặc phân nhánh và sinh sản bằng các loại bào tử.

Một số loài nấm có những bào tử đặc trưng như sau:

a. Bào tử túi (bào tử bọc)(sporangiospores): các bào tử động (zoospores) (Hình 1.5 a, b, c) có ở nấm *Saprolegnia* và bào tử túi (sporangio-pores) ở nấm *Mucor*, *Rhizopus* (Hình 1.6) chứa trong túi bào tử động (zoosporangium) và túi bào tử (sporangium) được mang bởi cuống túi bào tử (sporangio-phores).



Hình 1.5 Bào tử động (theo Samson và ctv., 1995)

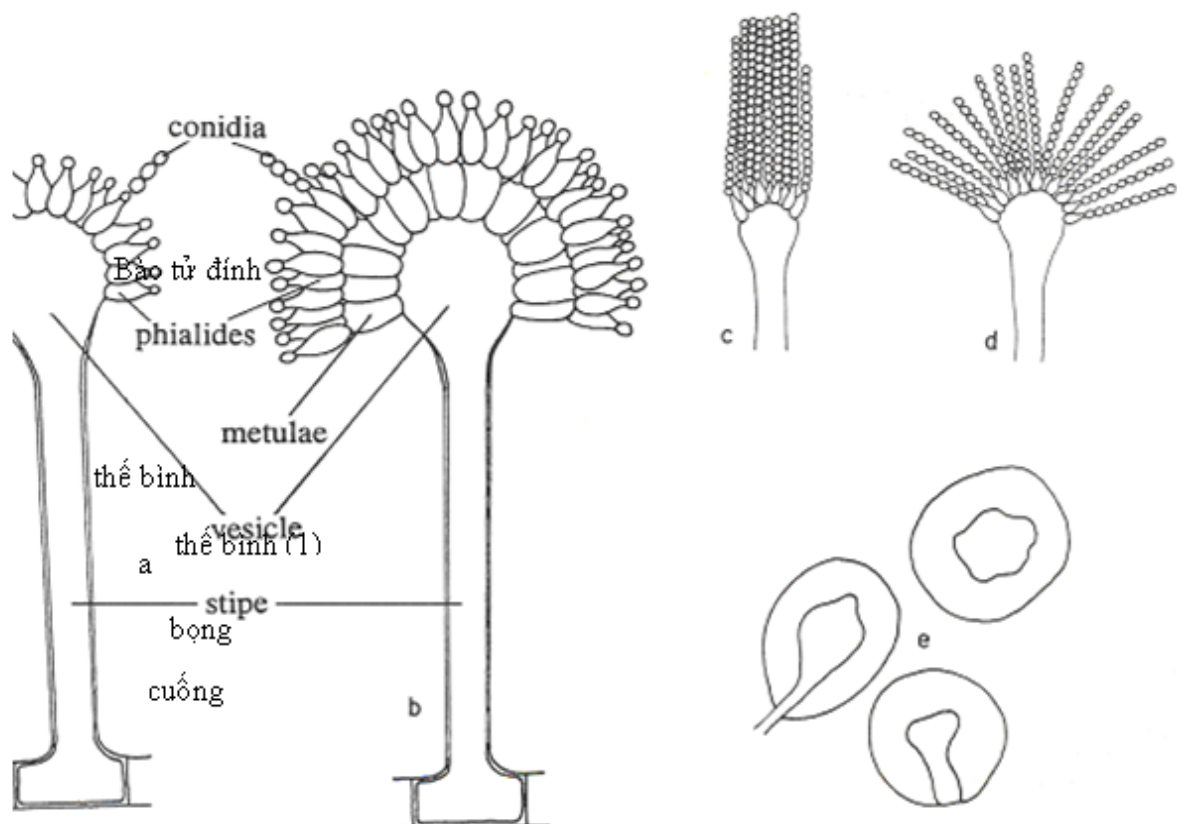
SORRY, THIS MEDIA TYPE IS NOT SUPPORTED.

Hình 1.6. Bào tử túi (b) ở *Mucor circinelloides*, a. cuống bào tử túi

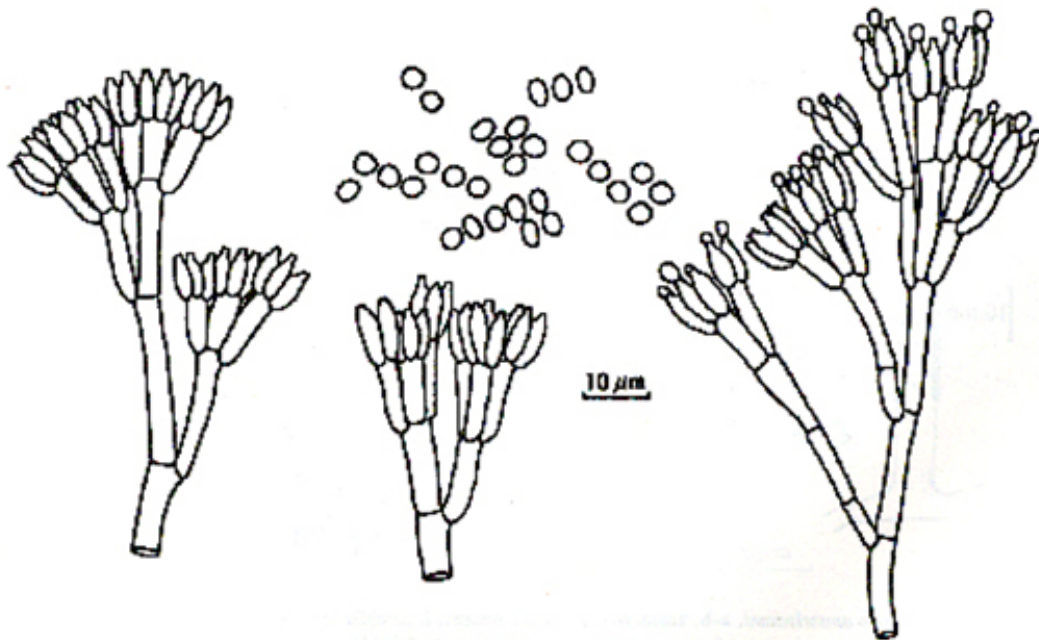
(theo Samson và ctv., 1995)

b. Bào tử đỉnh (conidium): các bào tử đỉnh không có túi bao bọc ở giống nấm *Aspergillus*, *Penicillium*, ... Hình dạng, kích thước, màu sắc, trang trí và cách sắp xếp của bào tử đỉnh thay đổi từ giống này sang giống khác và được dùng làm tiêu chuẩn để phân loại nấm.

Cuống bào tử đỉnh dạng bình có thể không phân nhánh như ở *Aspergillus* (Hình 1.7) hay dạng thể phân nhánh như ở *Penicillium* (Hình 1.8). Bào tử đỉnh hình thành từ những cụm (cluster) trên những cuống bào tử đỉnh ở *Trichoderma* (Hình 1.9).



Hình 3.3. Các kiểu cuống bào tử đỉnh của *Aspergillus*. a. 1 lớp, b. 2 lớp, c. phiến, d. tia, e. tế (theo Samson và ctv., 1995)



Hình 1.8. Bào tử đỉnh và cuống bào tử đỉnh ở *Penicillium chrysogenum* (theo Samson và ctv. 1995)

SORRY, THIS MEDIA TYPE IS NOT SUPPORTED.

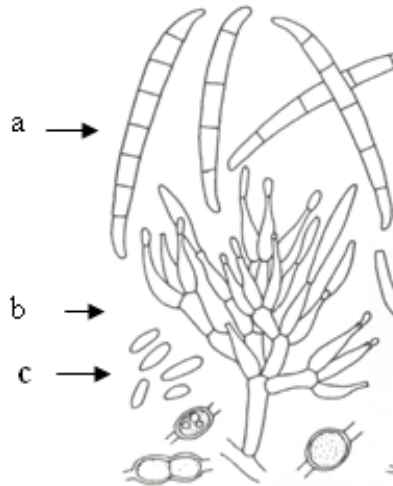
Hình 1.9. Cuống bào tử phân nhánh ở *Trichoderma*. a. *T. viride*, b. *T. koningii*,

c. *T. polysporum*, d. *T. citrinoviride* (theo Samson và ctv. 1995)

Ở giống *Microsporum* và *Fusarium*, có hai loại bào tử đỉnh: loại nhỏ, đồng nhất gọi là tiểu bào tử đỉnh (microconidia) (Hình 1.10 a), loại lớn, đa dạng gọi là đại bào tử đỉnh (macroconidia) (Hình 1.11 b)

Hình 1.10 Đỉnh bào tử của
Fusarium eumartii
(theo Von Arx., 1995)

- a. đại bào tử đỉnh
- b. tiểu bào tử đỉnh
- c. bào tử vách dày



c. Bào tử tản (Thallospores): trong nhiều loài nấm men và nấm mốc có hình thức sinh sản đặc biệt gọi là bào tử tản. Bào tử tản có thể có những loại sau:

1. Chồi hình thành từ tế bào nấm men: Cryptococcus và Candida là những loại bào tử tản đơn giản nhất, gọi là bào tử chồi (blastospores)
2. Giống Ustilago có những sợi nấm có xuất hiện tế bào có vách dày gọi là bào tử vách dày còn gọi là bào tử áo (chlamydospores) (Hình 1. 11 c). Vị trí của bào tử vách dày ở sợi nấm có thể khác nhau tùy loài.
3. Giống Geotrichum và Oospora có sợi nấm kéo thẳng, vuông hay chữ nhật và tế bào vách dày gọi là bào tử đốt (arthrospores) (Hình 1.12)



Hình 1.12 Bào tử đốt (theo Samson và ctv.
1995)

Sinh sản hữu tính

Sinh sản hữu tính xảy ra khi có sự kết hợp giữa hai giao tử đực và cái (gametes) có trải qua giai đoạn giảm phân. Quá trình sinh sản hữu tính trải qua 3 giai đoạn:

- Tiếp hợp tế bào chất (plasmogamy) với sự hòa hợp 2 tế bào trần (protoplast) của 2 giao tử
- Tiếp hợp nhân (karyogamy) với sự hòa hợp 2 nhân của 2 tế bào giao tử để tạo một nhân nhị bội (diploid)
- Giảm phân (meiosis) giai đoạn này hình thành 4 bào tử đơn bội (haploid) qua sự giảm phân từ $2n$ NST (nhị bội) thành n NST (đơn bội).

Theo Machlis (1966) tất cả các giai đoạn trên kể cả giai đoạn tạo cơ quan sinh dục được điều khiển bởi một số kích thích tố sinh dục (sexual hormones).

Cơ quan sinh dục của nấm mốc có tên là túi giao tử (gametangia) có 2 loại: cơ quan sinh dục đực gọi là túi đực (antheridium) chứa các giao tử đực (antherozoids), còn cơ quan sinh dục cái gọi là túi noãn (oogonium) chứa giao tử cái hay noãn, khi có sự kết hợp giữa giao tử đực và noãn sẽ tạo thành bào tử, bào tử di động được gọi là bào tử động (zoospores).

Kiểu hai sợi nấm có giới tính đực và cái tiếp hợp nhau sinh ra bào tử có tên là tiếp hợp tử (myxospores), tiếp hợp tử là đặc trưng của nhóm nấm Myxomycetes (Hình 1.13).

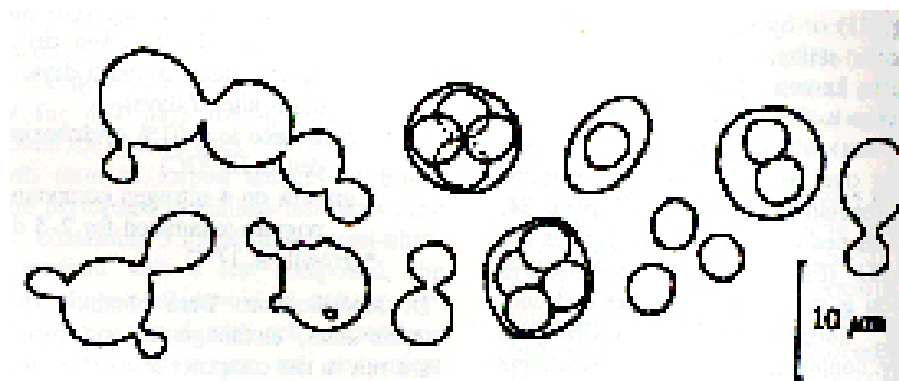
Bào tử sinh dục khi hình thành có dạng túi gọi là nang (ascus) và túi này chứa những bào tử gọi là bào tử nang (ascospores). Nang và bào tử nang là đặc trưng của nhóm Ascomycetes (Hình 1.14) .

Trong nhóm Basidiomycetes, 4 bào tử phát triển ở phần tận cùng của cấu trúc thể quả gọi là nấm (basidium) và bào tử được gọi là bào tử nấm (basidiospores) (Hình 1.15)

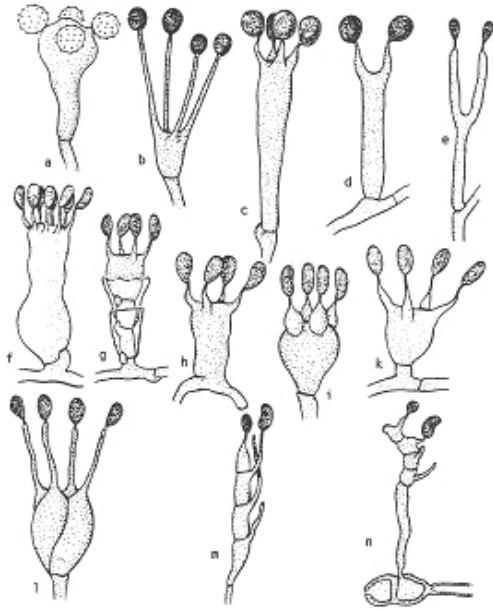
Nhóm Nấm bất toàn (Deuteromycetes=Deuteromycotina)) gồm những nấm cho đến nay chưa biết rõ kiểu sinh sản hữu tính của chúng.

SORRY, THIS MEDIA TYPE IS NOT SUPPORTED.

Hình 3.2.1 Các kiểu hình thành tiếp hợp tử ở Mucoraceae. a-f. Rhizopus. g-h. Zygorhynchus, i. Absidia, j. Phycomyces (theo Talbot, 1995)



Hình 1.13. Bào tử nang ở *Saccharomyces cerevisiae* (theo Samson và ctv. 1995)



Hình 1.14. Các kiểu bào tử đằm. a. *Astrea*, b. *Bovista*, c. *Agaricales*, d. *Clavulina*, e. *Dacrymyces*, f. *Sistotrema*, g. *Repetobasidium*, h. *Xenasma*, i-n. bào tử đằm có vách, n. *Puccinia*. (theo Kreisel, 1995)

Vị trí và vai trò của nấm mốc

Nấm mốc có ảnh hưởng xấu đến cuộc sống con người một cách trực tiếp bằng cách làm hư hỏng, giảm phẩm chất lương thực, thực phẩm trước và sau thu hoạch, trong chế biến, bảo quản. Nấm mốc còn gây hư hại vật dụng, quần áo... hay gây bệnh cho người, động vật khác và cây trồng. Tuy nhiên, các quy trình chế biến thực phẩm có liên quan đến lên men đều cần đến sự có mặt của vi sinh vật trong đó có nấm mốc. Nấm mốc cũng giúp tổng hợp những loại kháng sinh (penicillin, griseofulvin), axit hữu cơ (axit oxalic, citric, gluconic...), vitamin (nhóm B, riboflavin), kích thích tố (gibberellin, auxin, cytokinin), một số enzym và các hoạt chất

khác dùng trong công nghiệp thực phẩm và y, dược ... đã được sử dụng rộng rãi trên thế giới. Ngoài ra, nấm còn giữ vai trò quan trọng trong việc phân giải chất hữu cơ trả lại độ màu mỡ cho đất trồng.

Một số loài thuộc giống *Rhizopus*, *Mucor*, *Candida* gây bệnh trên người, *Microsporium* gây bệnh trên chó, *Aspergillus fumigatus* gây bệnh trên chim; *Saprolegnia* và *Achlya* gây bệnh nấm ký sinh trên cá. Những loài nấm gây bệnh trên cây trồng như *Phytophthora*, *Fusarium*, *Cercospora*.... đặc biệt nấm *Aspergillus flavus* và *Aspergillus fumigatus* phát triển trên ngũ cốc trong điều kiện thuận lợi sinh ra độc tố aflatoxin.

Bên cạnh tác động gây hại, một số loài nấm mốc rất hữu ích trong sản xuất và đời sống như nấm ăn, nấm dược phẩm (nấm linh chi, *Penicillium notatum* tổng hợp nên penicillin, *Penicillium griseofulvum* tổng hợp nên griseofulvin...), nấm *Aspergillus niger* tổng hợp các acid hữu cơ như acid citric, acid gluconic, nấm *Gibberella fujikuroi* tổng hợp kích thích tố gibberellin và một số loài nấm thuộc nhóm *Phycomycetina* hay *Deuteromycetina* có thể ký sinh trên côn trùng gây hại qua đó có thể dùng làm thiên địch diệt côn trùng. Ngoài ra, những loài nấm sống cộng sinh với thực vật như Nấm rễ (*Mycorrhizae*), giúp cho rễ cây hút được nhiều hơn lượng phân vô cơ khó tan và cung cấp cho nhu cầu phát triển của cây trồng.

Nấm còn là đối tượng nghiên cứu về di truyền học như nấm *Neurospora crassa*, nấm *Physarum polycephalum* dùng để tổng hợp ADN và những nghiên cứu khác.

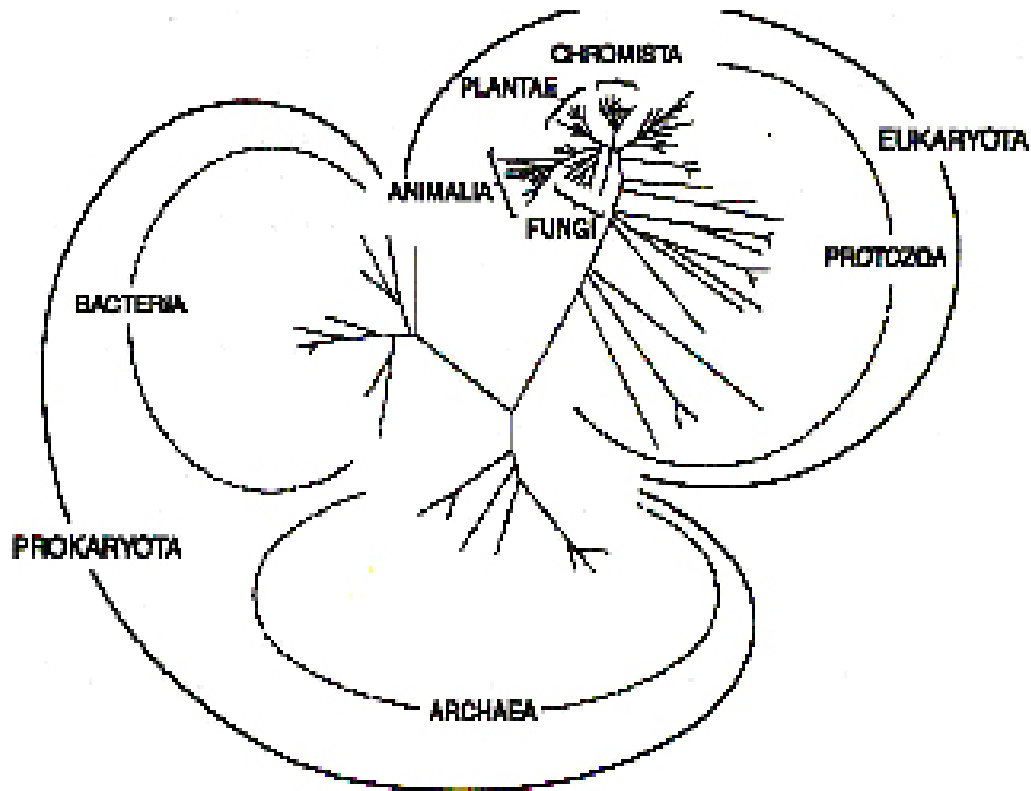
Phân loại nấm mốc

Đầu tiên, nấm được sắp xếp theo tiến hóa như mô hình dưới đây: (Hình 1.15)

Dayal (1975) liệt kê 7 đặc tính để phân loại nấm mốc như sau:

1. đặc điểm hình thái
2. ký chủ đặc thù

3. đặc điểm sinh lý
4. đặc điểm tế bào học và di truyền học
5. đặc điểm kháng huyết thanh
6. đặc tính sinh hóa chung
7. phân loại số học



Hình 1.15 Cây di truyền phát sinh ngành cho thấy nấm mốc có mối liên hệ gần với

thực vật (PLANTAE) và động vật (ANIMALIA) (theo Hawkswort và ctv., 1995)

Theo Gwynne-Vaughan và Barnes (1937) chia nấm thành 3 lớp chính: Phycomycetes, Ascomycetes và Basidiomycetes dựa trên khuẩn ty có vách ngăn ngang hay không và đặc điểm của bào tử. Theo Stevenson (1970) đã phân loại nấm trong ngành Mycota gồm 6 lớp: Chytridiomycetes,

Oomycetes, Zygomycetes, Ascomycetes, Basidiomycetes, và Deuteromycetes. Gần đây, Kurashi (1985) nhấn mạnh đến tầm quan trọng của hệ thống ubiquinon trong phân loại nấm mốc cũng như ứng dụng kỹ thuật sinh học phân tử để khảo sát đa dạng di truyền và qua mối liên hệ di truyền phân loại lại cho chính xác hơn.

Nấm roi - nấm trứng (ngành phụ Chytridiomycotina)
Tài liệu về nấm roi – nấm trứng

Ngành phụ Nấm tiếp hợp (Zygomycotina = lớp Zygomycetes)
Các loài nấm thuộc ngành phụ này không có bào tử động, bào tử có vách dày, chắc chắn nên gọi là bào tử tiếp hợp (zygospores).

Đặc tính chung của ngành phụ Nấm tiếp hợp

- Đây là nhóm nấm ký sinh trên động vật, thực vật và cả trên nấm khác
- Hầu hết nấm cho khuẩn ty phát triển và phân nhánh; có màu nâu, xám, trắng
- Tế bào nấm chứa đầy đủ các thành phần như ti thể, nhân, ribô thể, hạt lipid, mạng nội mạc
- Màng tế bào chủ yếu là chitosan – chitin. Chitosan có nhiều ở bộ Mucorales và Entomophthorales nhưng không có bộ Zoophagales
- Nấm không có trung thể (centrioles)
- Sinh sản vô tính với bào tử trong túi hay bọc (sporangiospore) còn gọi là bào tử bất động (aplanospores), chứa rất nhiều bọc hay túi bào tử (sporangia). Số ít loài nấm sinh sản với bào tử vách dày (chlamydospore), bào tử đỉnh (conidia)
- Sinh sản hữu tính với sự phân chia giao tử (2 giao tử phát triển từ khuẩn ty khác nhau). Hai giao tử hợp nhau thành bào tử có vách dày gọi là bào tử tiếp hợp (zygospore) nên gọi là lớp nấm tiếp hợp (lớp Zygomycetes). Bào tử tiếp hợp chống chịu sự khô hạn và những yếu tố bất lợi của môi trường; vỏ bào tử có màu đặc trưng ở nhiều loài nấm nhất định.

Phân loại

Webster (1980) phân loại ngành phụ hay lớp nấm tiếp hợp chỉ có 2 bộ Mucorales và Entomophthorales

Bộ Mucorales

Bộ Mucorales bao gồm những loài phổ biến trong tự nhiên như đất, không khí, xác bã thực vật... trong đó có nhiều loài cũng có ích cho con người. Khuẩn ty phân nhánh và có vách ngăn ngang, trong tế bào chất với

thành phần đã nêu ở đặc tính chung của lớp này, tế bào chất có thêm túi chứa dịch (cisternae) có nhiệm vụ giống như bộ Golgi; Sinh sản hữu tính với tiếp hợp tử (zygotes)(giao tử đa nhân hay nhiều nhân nhị bội [diploid]).

Theo Martin (1961) phân chia bộ này gồm có 9 họ nhưng Hesseltine và Ellis (1973) chia bộ này thành 14 họ khác nhau trong đó họ Mucoraceae quan trọng nhất.

Họ Mucoraceae

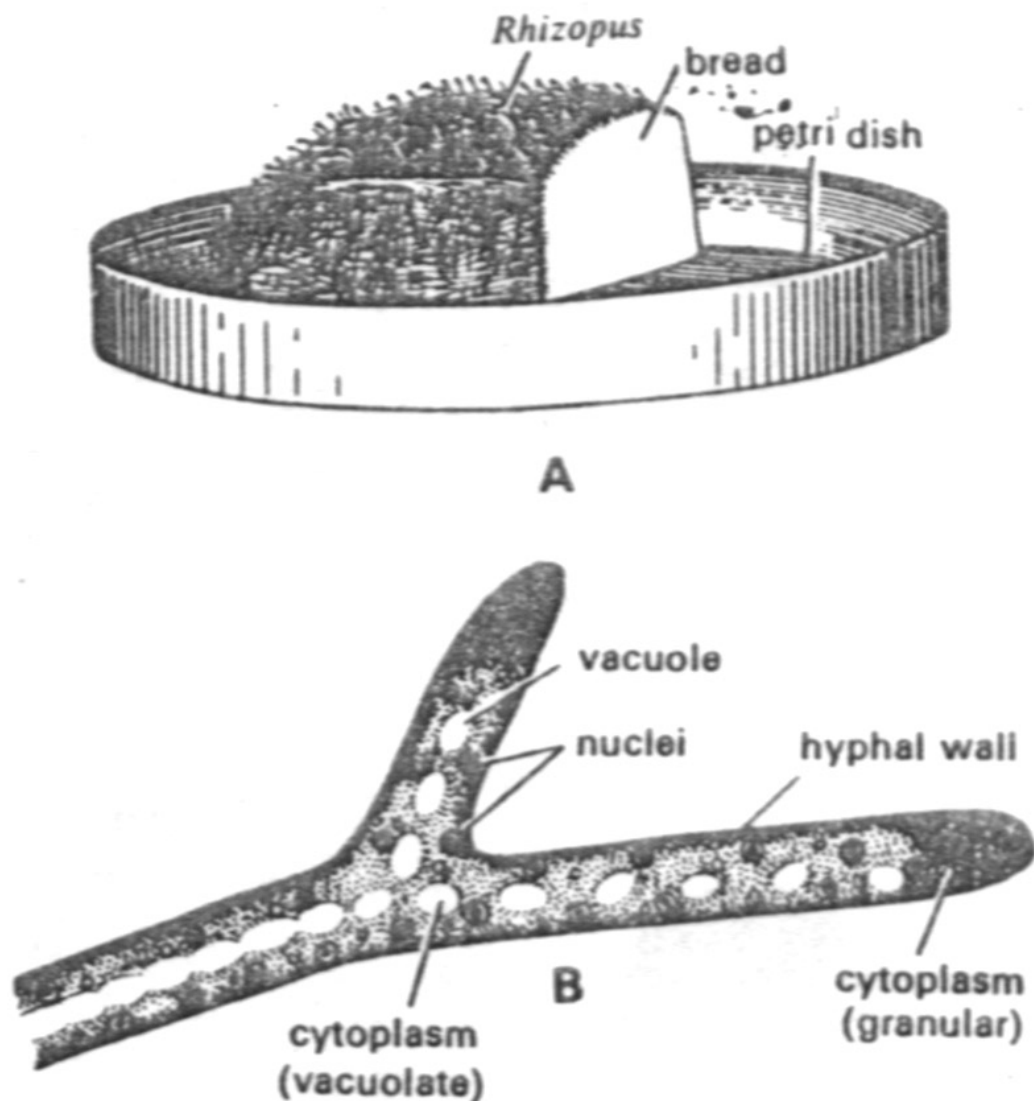
Những loài nấm thuộc họ này có những đặc tính chung là vỏ tế bào chứa chitin, chitosan; nấm có túi bào tử lớn (sporangia) chứa cuống hay lõi (columella) và bào tử tiếp hợp hiện diện hầu hết các loài trong họ; Hesseltine và Ellis (1973) chia họ Mucoraceae thành 20 giống trong đó chi Rhizopus và chi Mucor là quan trọng nhất.

Giống [Chi] Rhizopus

Giống này có ít nhất 120 loài và thứ được mô tả trong đó Rhizopus stolonifer (R. nigricans) là loài phổ biến trong thiên nhiên và được mô tả tương đối kỹ; Rhizopus stolonifer thường hiện diện ở bánh mì củ nên thường được gọi là mốc bánh mì, nó còn hiện diện trong đất, trong trái cây hư, củ.... nó còn ký sinh trong rễ khoai tây, táo, dâu, cà chua nhiều khi chúng còn gây ra bệnh trên động vật nuôi.

Hầu hết những loài Rhizopus là những loài thực vật hoại sinh (saprophytes), chúng phát triển khuẩn ty bao phủ phần bên ngoài của cơ chất (ví dụ như bánh mì), khuẩn ty của Rhizopus stolonifer có màu trắng, phân nhánh, đa nhân và không có vách ngăn ngang. Hầu hết các sợi khuẩn ty có dạng như sợi bông vải khi còn non (hình 3.1), sau đó phát triển sâu vào cơ chất thì phân chia thành 3 dạng khuẩn ty

Dĩa petri Bánh mì Không bào nhân vô khuẩn ty



Hình 3.1. Nấm *Rhizopus* phát triển bánh mì củ (a), sợi khuẩn ty nấm với nhiều nhân cùng đỉnh tăng trưởng (b) (Sharma, 1998)

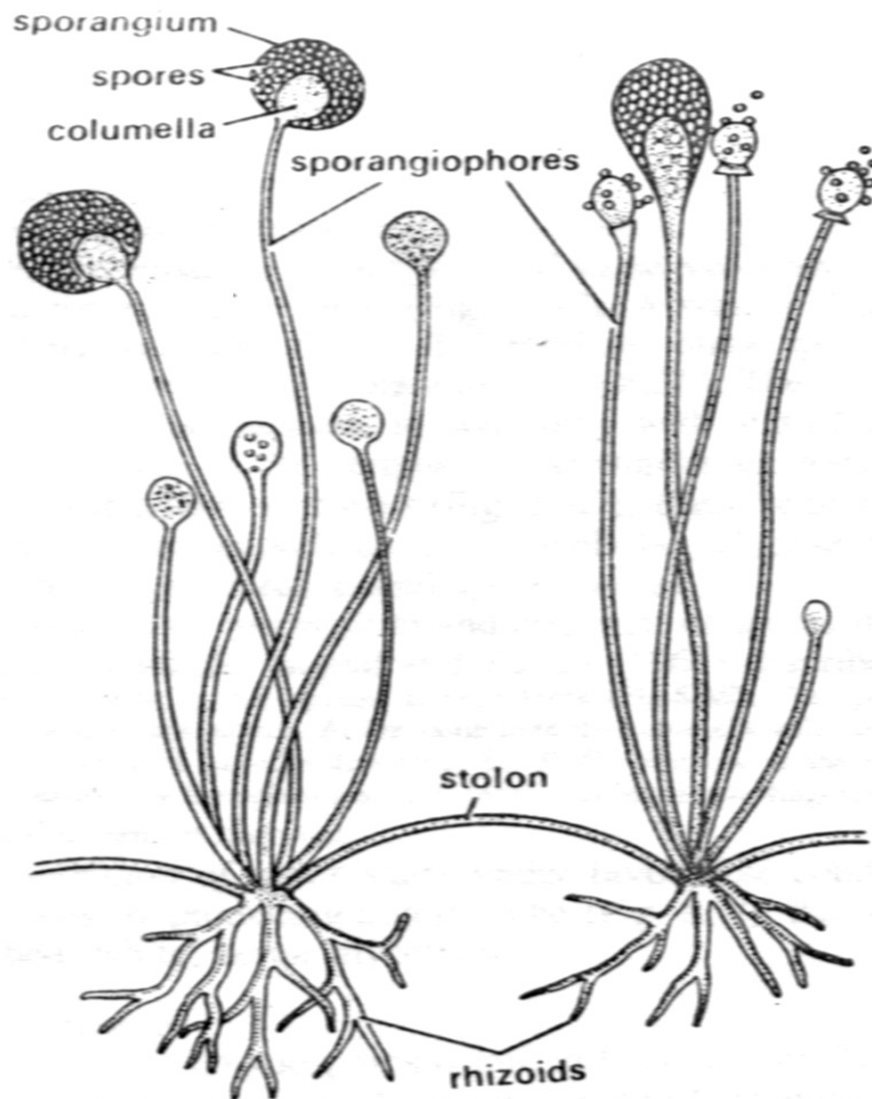
: khuẩn căn (rhizoids), khuẩn ngang (stolon) và cộng mang túi (bọc) bào tử (sporangiophores)(hình 3.2).

- khuẩn căn là khuẩn ty ăn sâu vào cơ chất tương tự như rễ cây ăn sâu vào đất nhưng chúng phát triển cạn hơn.
- khuẩn ngang là khuẩn ty nhưng phát triển chiều ngang, bên trên mặt cơ chất, chúng nối từng nhóm nấm với nhau.

- Cọng mang túi bào tử là khuẩn ty mọc thẳng lên không, chúng phát triển từ trung tâm điểm xuất phát của khuẩn ngang và khuẩn căn, mỗi cọng mang túi bào tử phát triển tận cùng là túi bào tử (sporangium), đây là giai đoạn sinh sản vô tính.

Cấu trúc bên trong của khuẩn ty

Khuẩn ty có cấu trúc hình ống (hình 3.1b) với vách khuẩn ty cấu tạo bằng chitin, siêu cấu trúc của vách khuẩn ty cho thấy chúng cấu tạo bằng vi sợi (microfibrillar), chạy song song bên bề mặt nối với nhau bằng màng plasma mỏng; Hạt nguyên sinh (protoplast) là những hạt bao gồm nhân, hạt dự trữ, ti thể, ribô thể, mạng nội mạc và những không bào (vacuole) và những hạt này tập trung nhiều ở định tăng trưởng hay đầu khuẩn ty.



Túi bào tử

cộng bào tửcuống,lỏi

khuẩn ngang

khuẩn căn

Hình 3.2. Ba loại khuẩn ty của nấm Rhizopus là khuẩn căn (rhizoid), khuẩn ngang (stolon) và cộng bào tử (sporangium)(Sharma, 1998)

Dinh dưỡng

Khuẩn cần tổng hợp và phóng thích nhiều enzym trong đó có những enzym phân hủy tinh bột thành đường đơn; môi trường với nhiều nitơ hữu cơ và vô cơ sẽ giúp *Rhizopus* tổng hợp nhiều protein hơn.

Sinh sản vô tính (Asexual reproduction)

Đặc tính của giống này là hình thành những cộng mang bọc bào tử (sporangiophores) và túi (bọc) bào tử (sporangium). Bào tử không có roi, gần như tròn, đồng nhất, đa nhân nằm trong túi màu đen gọi là túi bào tử, một túi bào tử phát triển đơn độc và tận cùng của cộng mang bọc bào tử (hình 3.2) và bọc bào tử có màu đen nên còn gọi là mốc đen.

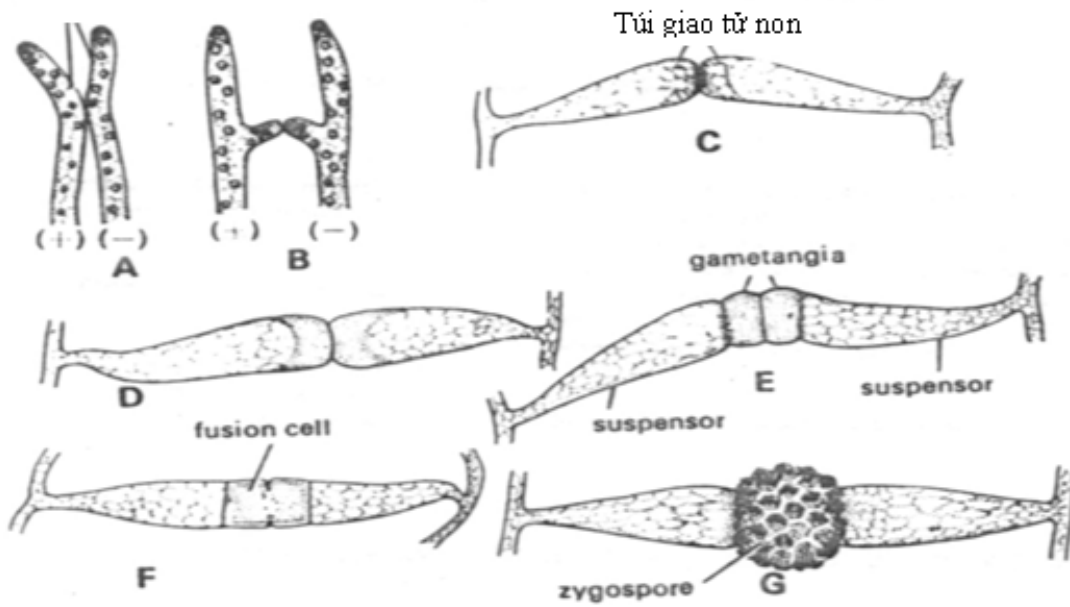
Sinh sản hữu tính (Sexual reproduction)

Bắt đầu giai đoạn sinh sản hữu tính bằng sự tiếp hợp (conjugation) và kết quả tạo nên bào tử tiếp hợp (zygospore), quá trình sinh sản hữu tính chia ra 2 trường hợp như sau:

- Dị tán (heterothallic) trong đó 2 nòi khác nhau từ 2 sợi nấm khác (tạm gọi là + và -) kết hợp với nhau
- Đồng tán (Homothallic) trong đó 2 nòi kết hợp từ một sợi nấm như trường hợp *Rhizopus sexualis*.

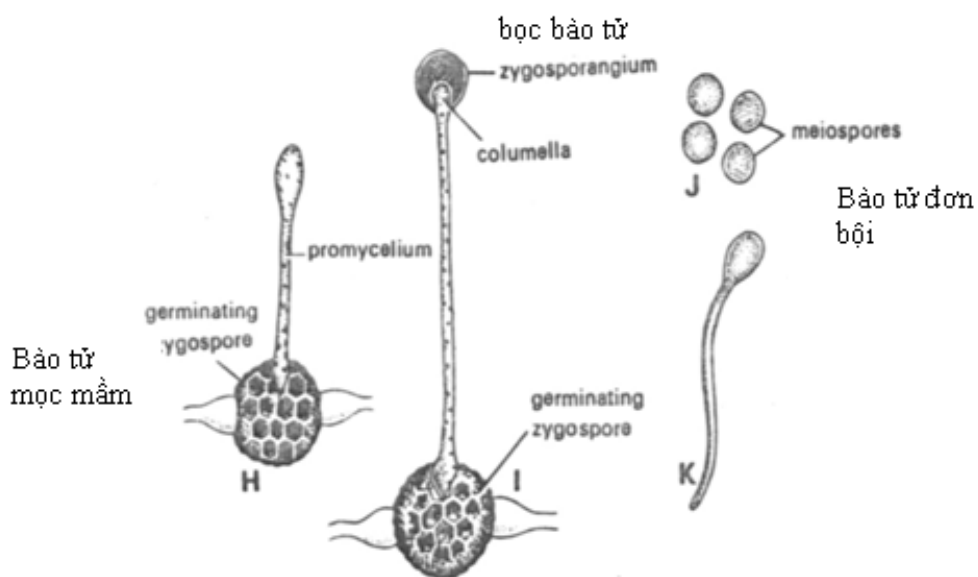
Trong những loài dị tán, hai khuẩn ty khác nhau cho ra 2 bào tử khác nhau + và - sẽ kết hợp lại với nhau thành thể nhị bội (diploid) và phát triển thành túi giao tử non (progametangia) gọi là thể tiếp hợp (zygophores) (hình 3.3).

thể tiếp hợp



gametangia = túi giao tử

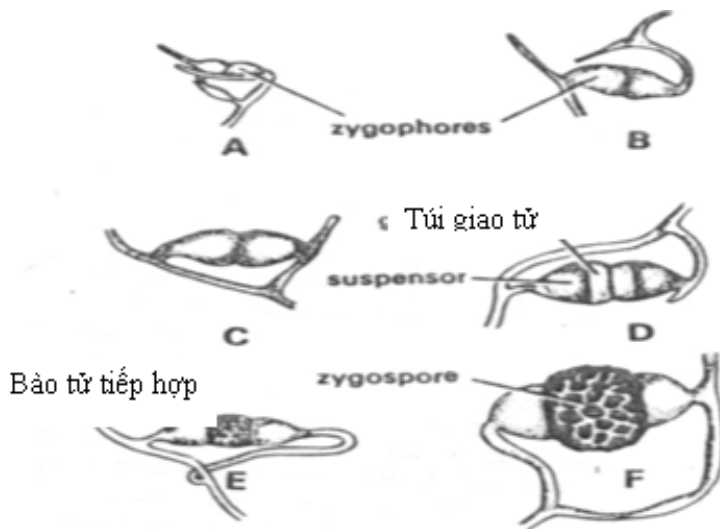
Hình 3.3. Sinh sản hữu tính với trường hợp dị tán trong đó 2 bào tử + và - kết hợp với nhau từ 2 khuẩn ty nấm khác nhau tạo nên bào tử tiếp hợp (Sharma, 1998)



Columella = lõi, promycelium = tiền khuẩn ty

Hình 3.4. Bào tử nảy mầm cho ra các tiền khuẩn ty và tạo ra các bào tử có nhân đơn bội (Sharma, 1998)

Bào tử tiếp hợp (zygospore) mọc mầm bằng cách phá vỡ vỏ bào tử (hình 3.4) phát triển thành một khuẩn ty hình ống mọc thẳng lên không gọi là tiền khuẩn ty (promycelium); Tiền khuẩn ty bắt đầu giảm phân để cho các nhân đơn bội (n nhiễm sắc thể [NST]) và hình thành túi bào tử ở tận ngọn và túi bào tử này chứa bào tử cả hai loại + và - . Trong trường hợp đồng tán (như *Rhizopus sexualis*) thể thụ tinh xuất phát từ một khuẩn ty (hình 4.5) và tạo nên bào tử tiếp hợp riêng biệt kết hợp với nhau. Sự phát triển tiền khuẩn ty nấm *R. sexualis* tương tự như nấm *R. stolonifer*.



Hình 3.5. Sinh sản hữu tính với trường hợp đồng tán ở nấm *Rhizopus sexualis* (Sharma, 1998)

Chi Mucor

Mucor là nhóm nấm hoại sinh trên xác bã hữu cơ đặc biệt trong dạ dày của ngựa và trâu bò (*Mucor mucedo*), nhiều loài phát tán trong đất như

Mucor racemosus và Mucor spinosus, nấm này cũng có mặt trên bánh mì cũ, thịt, pho mát, nước trái cây... nhiều loài gây ra bệnh mycormycosis trên người và gia súc; Tuy nhiên nhiều loài nấm cũng có ích như Mucor rouxii phân hủy tinh bột thành đường; Đặc tính phát triển của Mucor giống như Rhizopus, ví dụ như chúng phát triển khuẩn ty trên bánh mì cũ trong 24 giờ.

Sinh sản vô tính (Asexual reproduction)

Nấm Mucor sinh sản vô tính như nấm Rhizopus bằng cách thành lập cộng mang bọc bào tử và bào tử vách dày (chlamydospore).

- Cộng mang bọc bào tử với những bào tử bất động hình thành trong cái bao hay bọc bào tử (sporangia); mỗi bọc bào tử phát triển tận ngọn, không phân nhánh và cộng mang bọc bào tử phát triển riêng biệt, không cùng nhóm (hình 3.6) nhiều khi có nhiều loài cá biệt có thể mang bọc bào tử phân nhánh như Mucor racemosus (hình 3.7) và Mucor plumbeus.

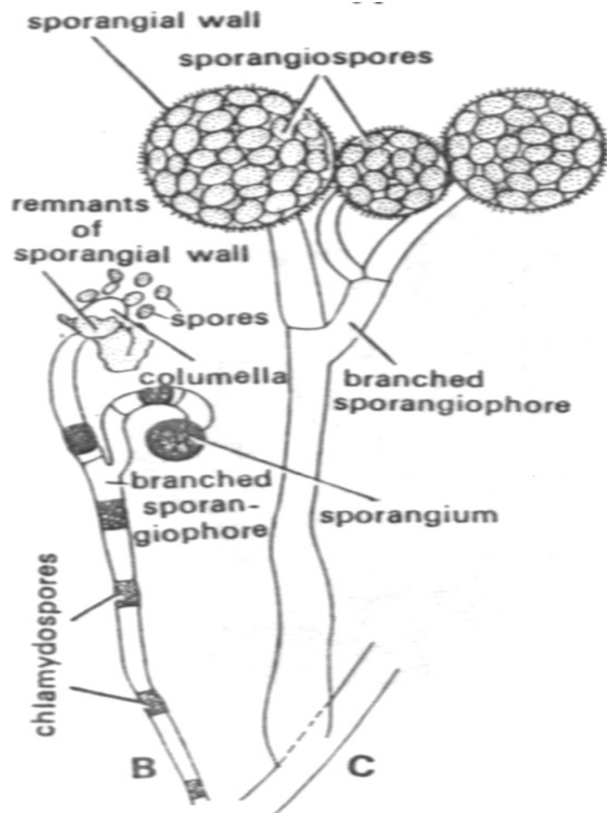


bọc bào tử

Hình 3.6. Cọng mang bọc bào tử với 1 bọc bào tử (Sharma, 1998)

Trong tế bào chất chứa nhiều nhân nhưng ở bào tử chỉ có 1 nhân, túi bào tử đổi sang màu nâu khi bào tử trưởng thành và dễ dàng vỡ ra để phóng thích bào tử theo gió, nhiều khi bào tử dính vào chân côn trùng để phát tán tới những nguồn thức ăn khác và khi có điều kiện thuận tiện, bào tử nảy mầm cho ra một khuẩn ty mới.

Không giống như những loài khác trong giống *Mucor*, *Mucor rouxii* có bào tử nảy mầm như nấm men trong điều kiện kỵ khí, đặc biệt khi có sự hiện diện của khí CO₂; tuy nhiên, khi có đủ oxi thì bào tử nảy mầm cho ra một khuẩn ty bình thường.



Hình 3.7. Thể mang bọc bào tử với

nhiều bọc bào tử

sporangial wall = vỏ túi bào tử

sporangiospores = bào tử

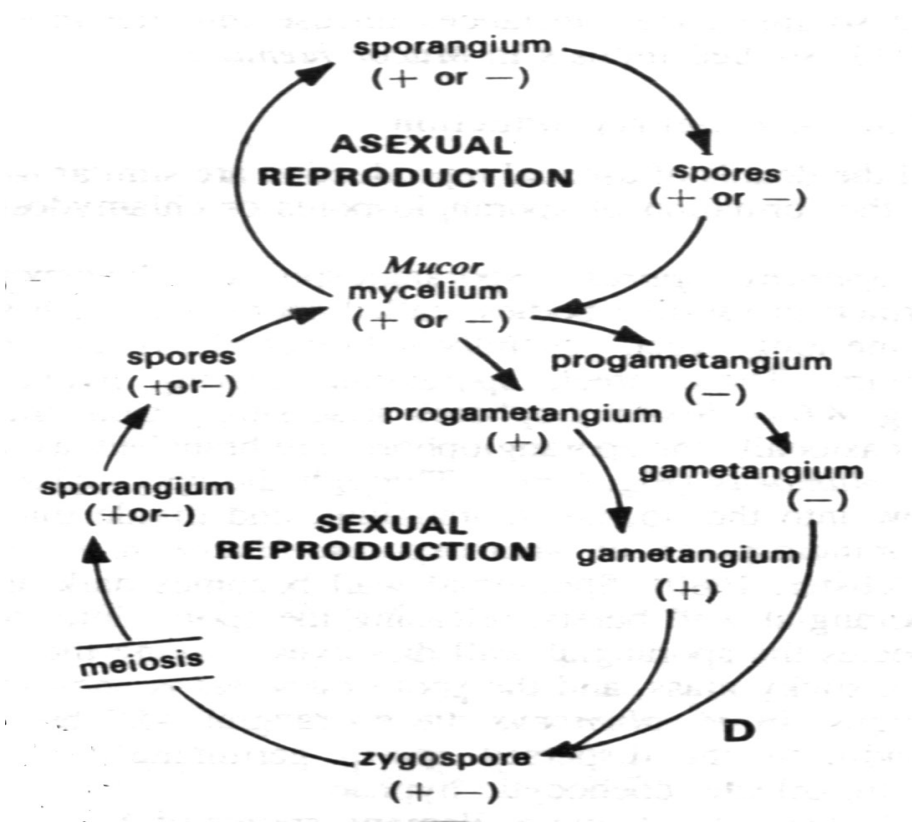
branched sporangiophore =

cọng mang bọc bào tử phân nhánh

chlamydospore = bào tử vách dày

sporangium = bọc bào tử

- Bào tử nang chỉ thành lập khi khuẩn ty tạo ra những tế bào có thành dày như trường hợp *Mucor racemosus* (hình 3.7).



Hình 3.8. Sơ đồ

sinh sản hữu

tính (đồng tán)

ở *Mucor*

Progametangium = tiền giao tử

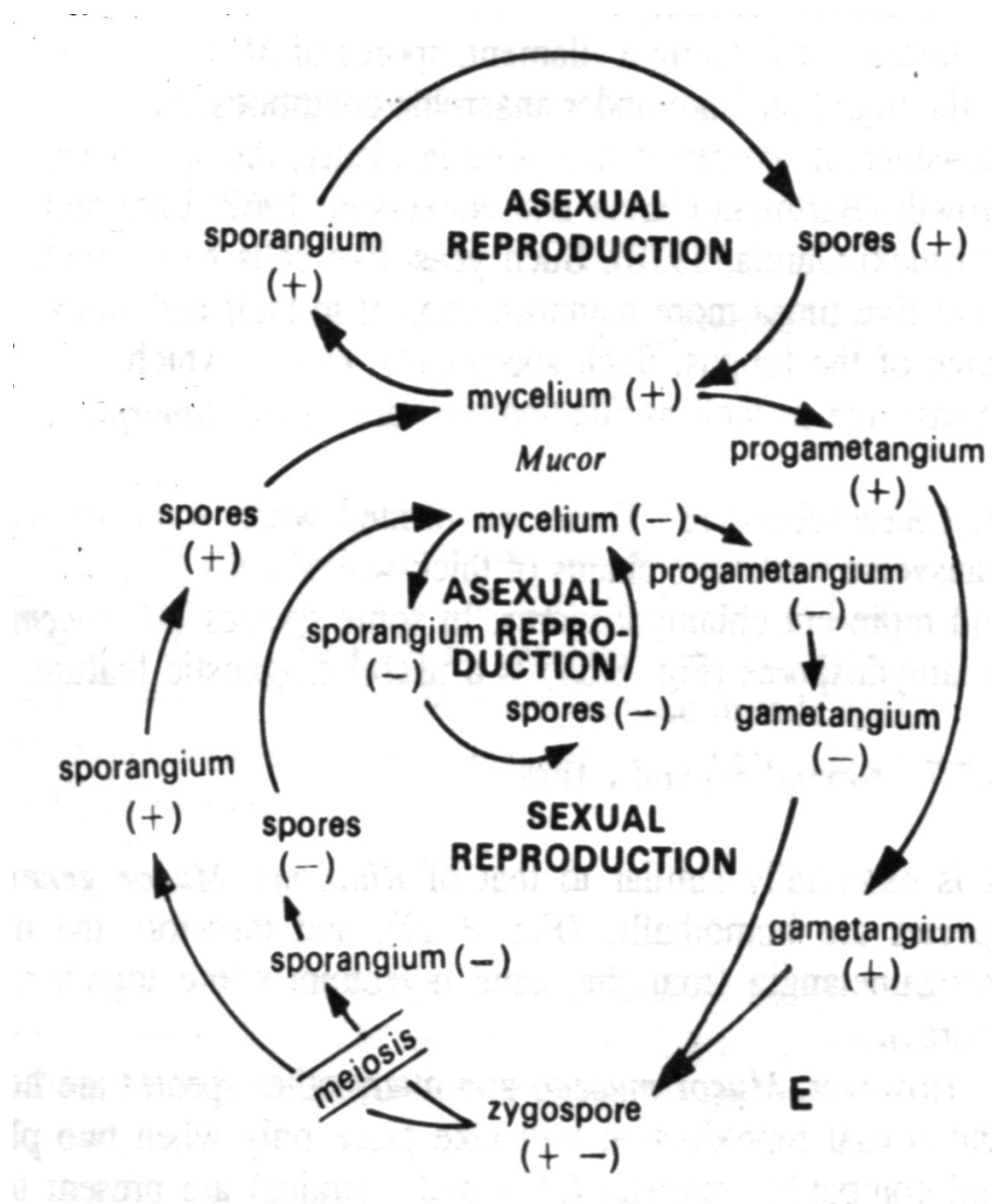
Gametangium = giao tử

Zygospore = bào tử tiếp hợp

Sinh sản hữu tính (Sexual reproduction)

Trong sinh sản hữu tính, *Mucor* có những đặc điểm chung với *Rhizopus*, *M. genevensis* và nhiều loài khác là những loài đồng tán (tất cả sinh ra từ

một khuẩn ty và thành lập bào tử tiếp hợp)(Hình 3.8), tuy nhiên, *M. mucedo* và những loài khác lại là dị tán (hình 3.9)



Hình 3.9. Sơ đồ sinh sản hữu tính (dị tán) nấm *Mucor* (Sharma, 1998)

Hai giống Rhizopus và Mucor trong họ Mucoraceae có những điểm khác biệt cơ bản sau:

giống Rhizopus	giống Mucor
Có khuẩn căn	Không có khuẩn căn
Có khuẩn ngang	Không có khuẩn ngang
Thức ăn được hấp thu từ khuẩn căn	Thức ăn được hấp thu từ bề mặt khuẩn ty
Cộng bào tử phát triển riêng biệt với khuẩn căn	Cộng bào tử phát triển riêng biệt và không cùng tập hợp thành nhóm
Bào tử dính trên cuống bào tử và khó phân tán	Bào tử dễ phát tán theo gió

Tầm quan trọng của bộ Mucorales

1. Các giống trong bộ này gây ra một số bệnh trên khoai tây, đậu, táo, và nhiều loại trái cây khác
2. Hột giống luôn nhiễm các bào tử của các giống trong bộ này
3. Rhizopus là tác nhân nhiễm mốc trên bánh mì
4. Các giống nấm còn gây ra một số bệnh trên người và gia súc
5. Nhiều loài trong giống Rhizopus tổng hợp axit lactic và axit fumaric như Rhizopus oryzae và R. stolonifer
6. Nhiều loài trong giống Rhizopus và Mucor dùng để sản xuất rượu

7. Nhiều loài trong giống *Actinomucor* và *Mucor* dùng để sản xuất Tempeh và Sufu
8. Nhiều loài của giống *Blakeslea* tổng hợp nhiều β -carotene
9. Nhiều loài trong bộ này có khả năng ký sinh trên nhiều loài nấm khác
10. *Rhizopus stolonifer* được dùng sản xuất corticoid

Ngành phụ Nấm Bất Toàn (Deuteromycotina = lớp Deuteromycetes)
Đây là tài liệu về ngành phụ nấm bất toàn

Gíới thiệu chung

Ngành phụ Deuteromycotina gồm một hệ thống các nhóm nấm bị thiếu hoặc không phát hiện được những đặc điểm của nấm hoàn chỉnh (tiếp hợp, nang hoặc đảm); những nấm này không mang bào tử tiếp hợp (zygospore), bào tử nang (ascospore), hoặc bào tử đảm (bào tử đính thứ sinh - basidiospore). Nấm này thiếu giai đoạn sinh sản hữu tính trong vòng đời nên người ta gọi chung là nấm không hoàn chỉnh hay “Nấm bất toàn” (Imperfect fungi). Các cá thể chỉ sinh sản bằng hình thức vô tính, chủ yếu là bằng bào tử đính (conidia) phát triển trên cuống bào tử đính (conidiophores).

Sutton (1973) đề nghị Deuteromycotina như "là một tập hợp các kiểu nấm sinh sản bằng bào tử với dạng không hợp nhân bởi sự giảm nhiễm"

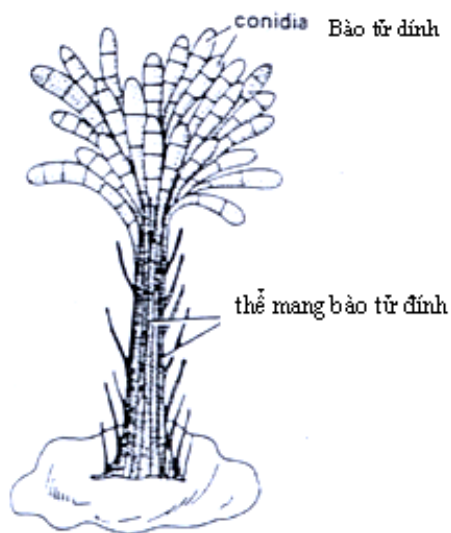
Đặc điểm chung

- Deuteromycotina được mô tả bởi trên 15.000 loài (Ainsworth, 1973) phần lớn sống trên cạn; Một số lớn nấm bất toàn thủy sinh (Alatospora, Tricladium, Pyricularia) tìm thấy trong cả môi trường biển và nước ngọt, đa số các cá thể hoại sinh hoặc ký sinh, là nguyên nhân gây một số bệnh trên thực vật và động vật.
- Ngoại trừ dạng đơn bào giống như nấm men của Blastomycetes, hầu hết tất cả Deuteromycotina còn lại đều có hệ khuẩn ty (mycelium) thật, gồm có sự phát triển sợi, phân nhánh và vách ngăn sợi nấm (hypha)
- Hệ sợi nấm thường có gian bào hoặc nội bào và mỗi tế bào chứa nhiều nhân.
- Vách ngăn trên tất cả các loài được khảo sát hầu như giống với Ascomycotina, có một lỗ thông giữa mỗi vách.

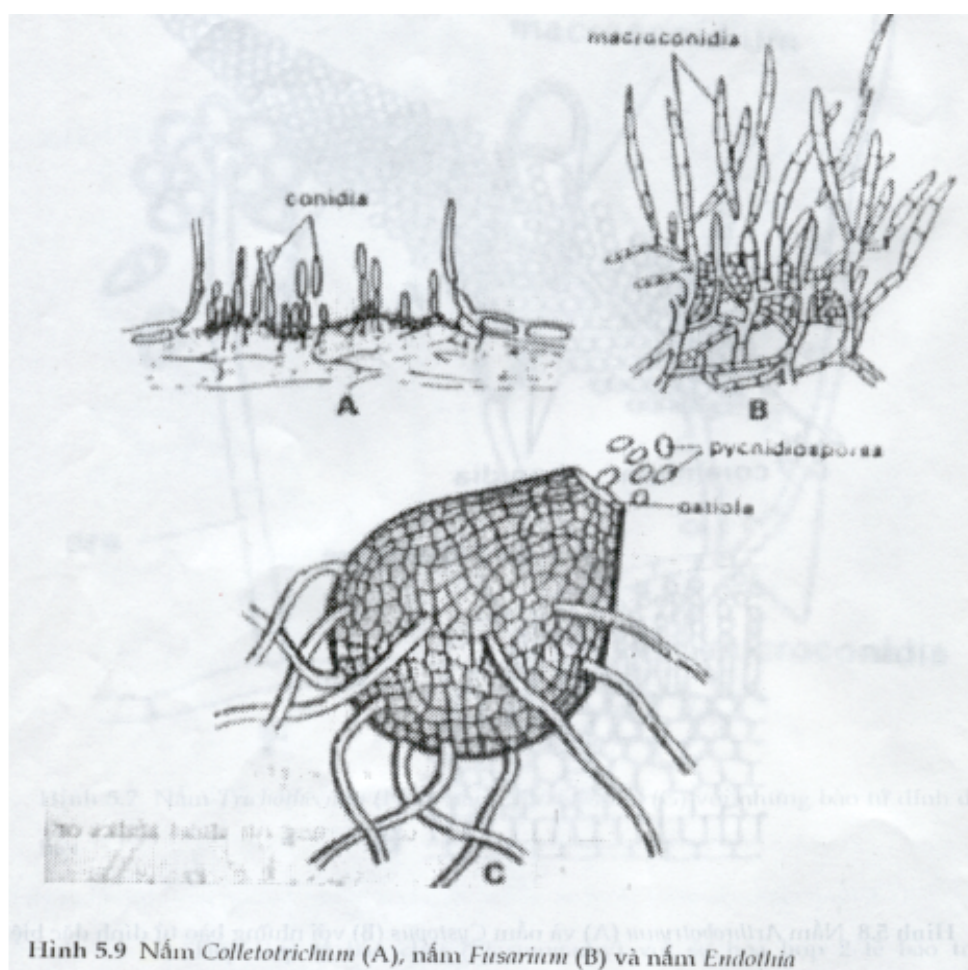
- Hoàn toàn không có sinh sản hữu tính, sinh sản chủ yếu bằng dạng bào tử đặc biệt là bào tử đỉnh (conidia); Bào tử là bào tử đỉnh bất động, phát triển bên ngoài cuống bào tử đỉnh, về phần này thì Deuteromycotina giống như Ascomycotina. Bào tử đỉnh có hình dạng, kích thước, màu sắc thay đổi... nó có thể trong suốt hoặc có màu sắc thay đổi, đơn nhân hoặc đa nhân, có vách ngăn ngang, dọc hoặc không; Nó có thể có hình trứng (oval), thuôn dài, hình cầu, dạng sao, dạng hơi cong, dạng sợi, hình đĩa, dạng cuộn xoắn hay những dạng khác.

- Bào tử đỉnh được sinh trực tiếp từ cuống bào tử hoặc từ một vài kiểu thể quả như: bó sợi bào tử (synnema) (hình 6.1), cụm cuống bào tử (arceculus) (hình 6.2), gốc cụm bào tử đỉnh (sporodochium) hoặc túi bào tử phấn (pycnidium). Những thể quả này là các mô mềm giả trong phạm vi nơi bào tử được sinh ra. Sutton (1973) phát hiện chỉ có 3 kiểu thể quả là túi bào tử phấn, cụm cuống bào tử và lớp chất đệm (stroma)

- Giới tính đối ứng (Parasexuality) (dị tính) được mô tả trên một số Deuteromycotina; dưới hiện tượng này, có sự hình thành các u tích hợp chất nguyên sinh, tiếp hợp nhân và đơn bội hoá tại một thời điểm đặc biệt hoặc một vị trí đặc biệt trong vòng đời của nấm. Hiện tượng này được đề cập một cách gián tiếp bởi Pontecorvo và Roper (1952) và những nghiên cứu bổ sung của Pontecorvo (1956,1958), Davis (1966). Một vài cơ sở bên ngoài của hiện tượng này bao gồm sự thành lập của hai kiểu nhân (heterokaryotic) (dị hạch), sợi nấm; có sự tiếp hợp nhân và nhân lên của nhân lưỡng bội, có sự xảy ra phân bào gián phân (mitosis), sự "tuyển chọn" của nhân lưỡng bội và cuối cùng là sự đơn bội hoá một vài nhân lưỡng bội trong khuẩn ty.



Hình 6.1. Một bó sợi bào tử (synnema) của *Arthrobotryum* (Sharma, 1998)



Hình 6.2. Nấm *Collectrichum* [A], *Fusarium* [B], *Endothia* [C](Sharma, 1998)

Tầm quan trọng

Phần lớn các nấm trong ngành Deuteromycotina đều có tác động trực tiếp hoặc gián tiếp đến cuộc sống hàng ngày của con người. Một số nấm thuộc lớp Hypomycetes như một số loài thuộc giống *Alternaria* gây bệnh gỉ sét ở khoai tây, cà chua và một số cây trồng họ Solanaceae; *Pyricularia* gây bệnh đạo ôn ở lúa; *Cercospora* gây bệnh đốm lá ở bông vải, thuốc lá, *C. apii* gây lở loét ngoài da ở người. Giống *Fusarium* gây bệnh thối đỏ ở mía, thối quả cà chua (*Fusarium solani*), thối khô khoai tây, hư hành tỏi; Các cá thể thuộc chi *Colletotrichum* gây bệnh loét cây, *C. lagenarium* gây bệnh thối hồng ở bầu bí (Sharma, 1989; Lương Đức Phẩm, 2002). Độc tố nấm *Fusarium*, *Alternaria* gây xuất huyết nội quan (dạ dày, ruột, gan,...), rối loạn thần kinh.

Phân loại

Hình dạng, kích thước, vách ngăn, màu sắc và sự trang trí của bào tử là tiêu chuẩn chính để phân loại Deuteromycotina; Song song với việc dựa vào hình thái của bào tử thì sự phát triển của chúng (tân và kiểu phát triển phôi nguyên bào, Kendrick, 1971), hình dạng và sự phát sinh của cuống bào tử dính cũng như sự tụ hợp của chúng trong dạng thể quả xác định (bó sợi bào tử (synnema), cụm cuống bào tử (arceculus), gốc cụm bào tử dính (sporodochium) hoặc túi bào tử phần (pycnidium) cũng là những đặc điểm phân loại quan trọng.

Ainsworth (1973) chia ngành phụ Deuteromycotina theo 3 lớp:

- Khuẩn ty không phát triển hoặc phát triển yếu; dạng cơ thể giống như nấm men và có sự nảy chồi: Blastomycetes
- Khuẩn ty thật; không nảy chồi; sợi nấm bất dục hoặc sinh bào tử trên cuống, không có sự tập trung thành túi bào tử hay cụm cuống

bào tử: Hypomycetes

- Khuẩn ty thật; bào tử tập trung trong túi bào tử hoặc trên cụm cuống bào tử: Coelomycetes

Alexopoulos và Mims (1979) đã đưa ra 3 lớp phụ hình thức là Blastomycetidae, Hypomycetidae và Coelomycetidae.

Lớp Hypomycetes

Đặc tính chung

- Phần lớn các cá thể sống hoại sinh trên thực vật hoặc ký sinh.
- Sợi nấm phát triển mạnh, có vách ngăn và phân nhánh.
- Chủ yếu sinh sản bằng bào tử (Moniliales) nhưng một số chỉ sinh sản bằng phân đoạn (fragmentation) như Rhizoctonia và Sclerotium.
- Bào tử của chúng khô hoặc nhầy nhớt.
- Cả túi bào tử lẫn cụm cuống bào tử đều không có trong sự sinh sản của bất kỳ cá thể nào.

Phân loại

Alexopoulos và Mims (1979) đã công nhận 2 bộ hình thức (Moniliales và Agromycetales) dưới phân lớp hình thức Hyphomycetidae, các cá thể của Hyphomycetes sinh ra bào tử được đặt trong bộ hình thức Moniliales nhưng những dạng thiếu bào tử và sinh sản bằng phân đoạn sợi nấm thì được đặt vào bộ hình thức Agromycetales.

Đặc điểm của bộ Moniliales

Phần lớn cá thể hoại sinh hoặc ký sinh và bào tử của chúng phát triển trên những sợi nhánh chuyên biệt là cuống bào tử (sporophore) hoặc

cuống bào tử đính (conidiospore), chúng được đề nghị thành 4 họ hình thức (form-class) sau:

1. Moniliaceae: cuống bào tử tách ra từ một sợi nào đó hoặc không có; bào tử và hệ sợi nằm trong suốt hoặc có màu sáng, đại diện *Monilia*.
2. Dematiaceae: bào tử và hệ sợi nấm màu sậm. Đại diện *Alternaria*, *Curvularia*, *Cercospora*, *Helminthosporium*, *Drechslera*.
3. Tuberculariaceae: bào tử và cuống bào tử đính được sinh ra từ cụm cuống bào tử. Đại diện *Fusarium*.
4. Stilbellaceae: bào tử và cuống bào tử đính phát triển trong bó cuống bào tử đính. Đại diện *Graphium*.

a. Giống ALTERNARIA

*** Đặc điểm**

Nhóm nấm này khá phổ biến, có nhiều loài hoại sinh và gây chết từng phần cây trồng. *Alternaria* là tác nhân gây nhiễm chính trong nuôi cấy trong phòng thí nghiệm. Bào tử của chúng rất phổ biến trong bụi bặm trong nhà, trong không khí và là tác nhân chính gây dị ứng (Hyde và Williams, 1946), một số bệnh về da và vài rối loạn nghiêm trọng ở cơ thể người. Nhiều loài *Alternaria* ký sinh trên thực vật. Trên các cá thể thuộc họ Solanaceae (khoai tây), *Alternaria* cho triệu chứng bệnh rỉ sét sớm hơn là *Phytophthora infestans* (thuộc lớp Oomycetes, tác nhân gây bệnh rỉ sét muộn (late-blight) ở khoai tây), chỉ riêng *Alternaria* được gọi là “bệnh rỉ sét sớm”. Triệu chứng sớm của bệnh là những đốm nhỏ màu vàng nâu trên lá, sau đó lan rộng tạo những vết hình nhẫn đồng tâm; Toàn bộ phiến lá, cuống lá, gân lá và thậm chí cả hệ thống mạch dẫn cũng tổn thương đứt gãy do bị nhiễm. Phần còn lại của ống mạch có màu nâu.



Hình 6.3. *Alternaria solani* trên khoai tây (*Solanum tuberosum*)(Sharma, 1998)

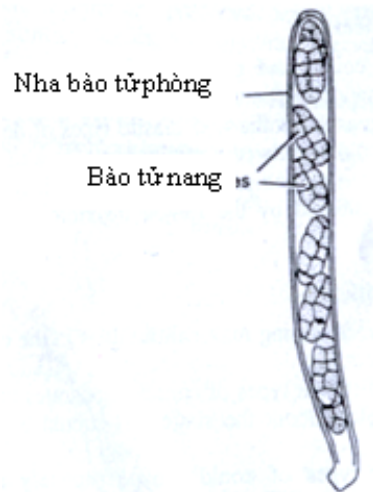
Alternaria alternata (= *A. tenuis*) là nguyên nhân gây bệnh “đốm đen” trên lúa mì trong khi *A. triticina* gây bệnh rỉ sét (thối khô lá) (Bhownik, 1969). *A. brassicae* và *A. brassicicola* tấn công trên hạt Brassica (họ cải bắp) còn *A. solani* (hình 6.3) gây bệnh rỉ sét sớm trên khoai tây và các loài khác thuộc họ Solanaceae; Một vài loài *Alternaria* khác (với ký chủ của chúng trong ngoặc đơn) là *A. citri* (trên lá họ cam quýt *Citrus* sp.), *A. helianthi* (trên hướng dương *Helianthus annuus*) và *A. palandui* và *A. porri* gây cháy lá trên hành tây, tỏi.

- Hệ sợi nấm

Màu nâu sáng, mảnh, phân nhánh mạnh, sợi nấm có vách ngăn trước hết là gian bào, sau đó có thể trở thành nội bào.; Mỗi tế bào thường có nhiều nhân. Theo Knox-Davis (1979) thì những tế bào sinh dưỡng của *A. brassicicola* chứa từ một tới nhiều nhân, đầu mút tế bào sợi nấm có 27 nhân và những tế bào già có đến 33 nhân.

- Sinh sản

Giống *Alternaria* chủ yếu sinh sản bằng cách tạo bào tử đính; Giai đoạn hoàn chỉnh của *Alternaria* là *Pleospora infectoria* (hình 6.4) – một loại nấm Loculoascomycetous (Webster, 1980).



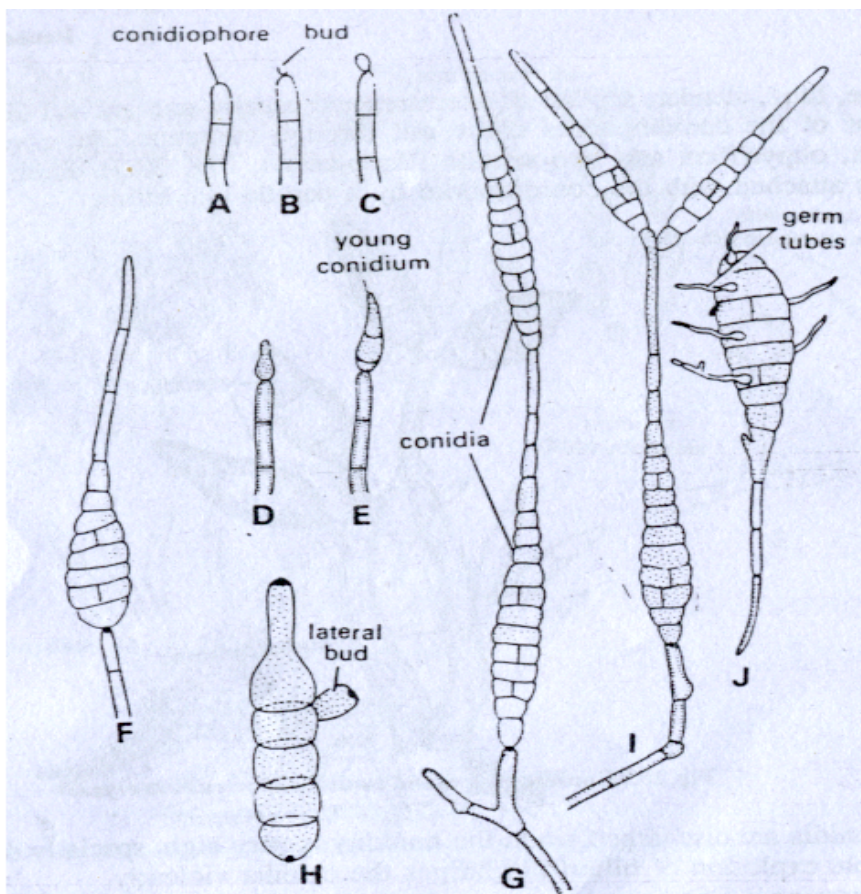
Hình 6.4. Một nha bào tử phòng (ascus) của *Pleospora infectoria* – một loại nấm

Loculoascomycetous – giai đoạn hoàn chỉnh của *Alternaria* (Sharma, 1998)

Bào tử đỉnh phát triển trên cuống bào tử đỉnh ngắn, sậm màu và thường vô định hình; Một bào tử phát triển như là chồi ngọn của tế bào đỉnh trên cuống bào tử đỉnh (hình 6.5. A-D); Nó không phát triển bằng cách thắt eo và mở rộng phần chót tế bào của cuống bào tử. Những bào tử non được phân cách bằng vách ngăn ngang (hình 6.5. E) với sự phát triển của vành hình khuyên vào bên trong (Campbell, 1970); Trung tâm mỗi vách ngăn có một lỗ thông nội chất giữa các tế bào của bào tử, sau đó một số tế bào phân cách bởi vách ngăn dọc (hình 6.5. F). Nhóm bào tử với vách ngăn và dọc như thế được gọi là dạng quả dâu (muriform) hoặc bào tử lưới (dictyospore), thường thì phần chóp bào tử nảy chồi và cuối cùng tạo thành sợi của bào tử (hình 6.5. G).

Đôi khi chồi có thể phát triển từ tế bào thấp hơn hay gắn vào bào tử tạo nên nhánh của sợi bào tử (hình 6.5. H-I). Sự mở rộng thêm của sợi bào tử sẽ ngưng khi có sự bịt kín lỗ nền bào tử; Bào tử chín là một quả thể nhiều nhân có vách ngang và dọc; Nó được bao quanh bởi 2 lớp vách, tầng ngoài có sắc tố của tế bào, tầng trong trong suốt (Campbell, 1969, 1970).

Theo Knok-Davies (1979) cuống bào tử chín chứa vài nhân (0-3) trong khi bào tử chứa 1-2 nhân, Purkayastha và cộng sự (1980) đã nghiên cứu siêu cấu trúc bề mặt của 5 loài *Alternaria* gây bệnh (*A.longissima*, *A.cassiae*, *A.tenuissima*, *A.raphani* và *A.sonchi*); Các hạt bào tử được phát tán nhờ gió, gặp điều kiện nhiệt độ và độ ẩm thích hợp bào tử nảy mầm tạo từ 5 đến 10 ống (hình thành sợi nấm)(hình 6.5. J).



Conidiophore = cọng mang t1ui bào tử, bud = chồi, conidia = bào tử đỉnh, germ tube = ống mầm, lateral bud = chồi hông, young conidium = bào tử đỉnh non

Hình 6.5. A-F sự phát triển bào tử đỉnh của *Alternaria solani*; G, 2 bào tử đỉnh thành chuỗi của *A.brasicae*; H, bào tử nảy chồi của *A.brasicicola*; I, chuỗi bào tử phân nhánh của *A.brasicae*; J, bào tử nảy chồi của *A.brasicicola* (Sharma, 1998)

Kiểm soát bệnh thối lụi

Sự luân phiên mùa vụ là có lợi vì bệnh chủ yếu từ đất trồng; Thuốc phun trừ nấm tốt nhất là loại có chứa đồng hoặc kẽm, cách khoảng 15 ngày trong phạm vi kiểm soát dự phòng. Azariah và cộng sự (1962) chủ trương sử dụng hỗn hợp Bordeaux trong khi đó Mathur và cộng sự (1971) thì giới thiệu phun Zineb và Dithane M-45.

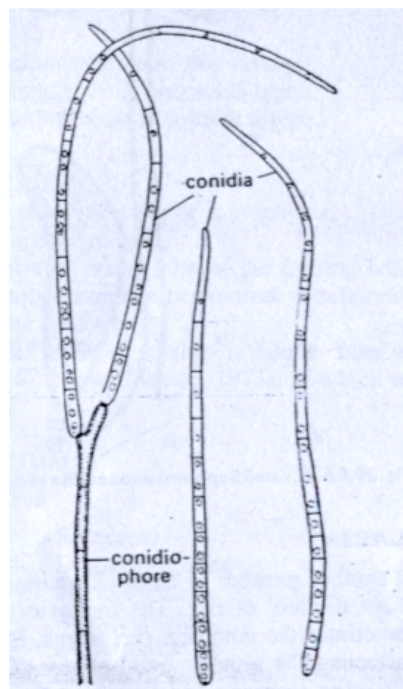
b. Giống CERCOSPORA

Đặc điểm

Giống như *Alternaria*, *Cercospora* cũng là một chi lớn trong họ Dematiaceae, được đại diện bởi trên 2000 loài (Ellis, 1971) nhưng số lớn xuất hiện rất nhiều và hầu như đồng dạng (Webster, 1980). *Cercospora* là nguyên nhân gây bệnh đốm lá trên cà chua, rau diếp, khoai tây, bông vải, lúa, đậu phộng, ớt, đậu trướng cút (pigeon pea - arhar), củ cải đường, thuốc lá... và nhiều cây trồng kinh tế quan trọng khác; *C. personata* là tác nhân gây bệnh đốm gạch nâu ở đậu phộng (*Arachis hypogaea*), *C. gossypina* gây bệnh đốm lá trên bông vải (*Gossypium herbaceum*) và *C. oryzae* gây bệnh gạch nâu trên lúa, *C. apii* gây bệnh trên người và có thể là nguyên nhân gây những vết lở loét trầm trọng trên mặt trông rất kinh khủng. (Emmons và ctv, 1975). Hệ sợi nấm phát triển mạnh, phân nhánh và có vách ngăn mỏng, sợi nấm nội bào, giác mút phân nhánh tìm thấy ở *C. personata*; Hệ sợi nấm cả bên trong và bên ngoài tìm thấy ở *C. arachidicola*.

Vào thời điểm hình thành bào tử đỉnh, sợi nấm tập trung thành khối dày đặc dạng quả cầu gọi là chất nền (stroma), chất nền phát triển bên dưới lớp biểu bì trong những lỗ hổng dưới khí khổng của lá; Bào tử đỉnh phát triển trên vách ngăn những cuống bào tử màu sẫm, có những biến đổi rất lớn về kích thước của bào tử và cuống bào tử; Bào tử dài, mảnh, hẹp, thon nhọn và chứa rất nhiều vách ngăn ngang (hình 6.6). Sự phát triển của những cuống bào tử ghép thành cụm sẫm màu, cong gập như đầu gối, thường chúng thò ra ngoài chất nền của tế bào lá cây chủ, sự phóng

thích bào tử khỏi cuống bào tử dính tạo vết sẹo nhỏ nơi nó gắn vào, bào tử phát tán hiệu quả nhờ các giọt mưa, gặp điều kiện nhiệt độ và ẩm độ thích hợp, mỗi bào tử nảy mầm và tạo nên hệ sợi nấm mới.



Conidiophore = cọng mang túi bào tử

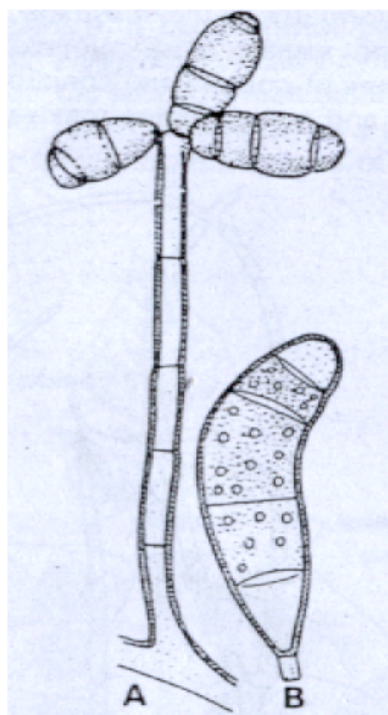
Hình 6.6. Cuống bào tử và bào tử của *Cercospora beticola* (Sharma, 1998)

Giống CURCULARIA

Đặc điểm

Nó cũng là một thành viên của họ Dematiaceae của bộ Moniliales, nó được giới thiệu trên 30 loài; Curvularia tìm thấy trên lúa (Benoit và Mathur, 1970) và nhiều cây trồng khác. Là tác nhân gây bệnh đốm lá, bệnh rỉ sét (thối khô), biến dạng hạt, biến màu (bạc màu) hạt và thậm chí thối rễ; Giai đoạn hoàn chỉnh đã được biết là dạng loài của Cochliobolus, một thành viên của Loculoascomycetes. Cuống bào tử đứng thẳng, sợi lớn (marconematous) và sợi đơn (mononematous). Bào tử xoắn

thành vòng trên cuống bào tử. Bào tử thường cong. Có 3 bào tử trên một đế là nhiều nhất (hình 6.7); Sự lồi lên của rốn hạt bào tử trên đế gặp ở một vài loài như *C.combopogonis*, đôi khi cuống bào tử phát triển trên chất nền.



Hình 6.7. Cuống bào tử và bào tử của *Curvularia lunata* (Sharma, 1998)

Giống PYRICULARIA

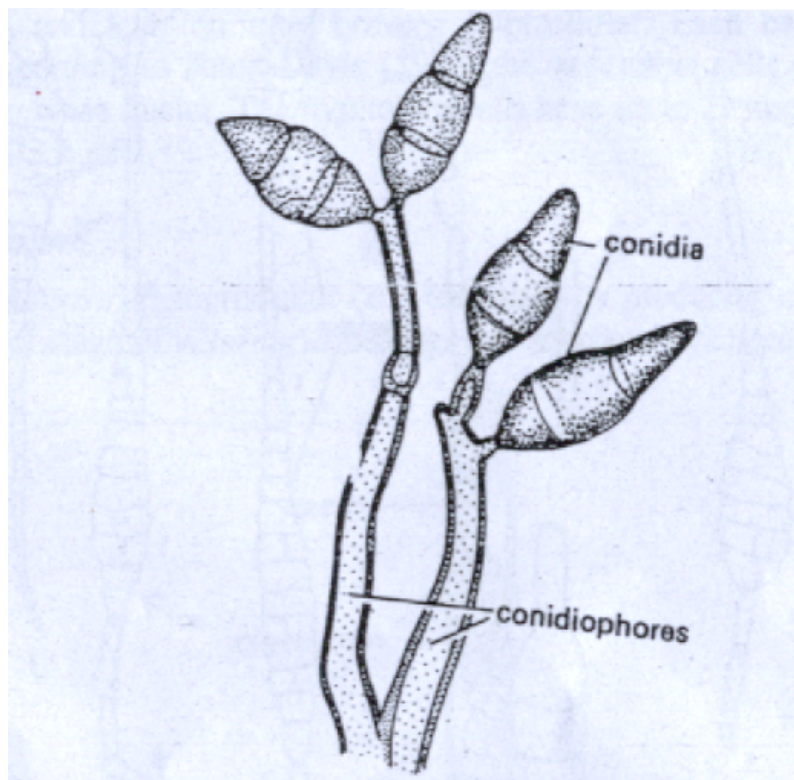
Đặc điểm

Pyricularia là một thành viên của họ *Dematiaceae*, bộ *Moniliales*; *P. oryzae* là nguyên nhân chính gây bệnh đạo ôn (nổ lốp) ở lúa; Nấm bệnh thường giết chết hoàn toàn cây con, đôi khi trên lúa trưởng thành, nó cũng nhiễm trên nhiều thực vật như cỏ mần trầu voi (*Eulalia coracana*) và kê (*Setaria italica*).

Hệ sợi nấm phát triển và phân nhánh, có vách ngăn, sợi nấm nội bào hoặc gian bào, tế bào thường nhiều nhân, cuống bào tử thường đơn, dài, mảnh, có hoặc không có vách ngăn, và thường không phân nhánh. Một nhóm cuống bào tử mọc trên chất nền, bào tử màu nâu nhạt, dạng quả lê ngược và có 2 vách ngăn (tạo 3 ngăn) (hình 6.8); Mỗi bào tử gắn với cuống bào tử bởi rốn hạt (hilum) như nhú lồi.

Bào tử được phóng thích khi ẩm độ rất cao đặc biệt vào ban đêm, có thể sự vỡ ra của rốn hạt gây phóng thích bào tử.

Massarina, một nấm Loculascmycetes được giới thiệu như giai đoạn hoàn chỉnh của *Pyricularia aquatica*, trong khi đó giai đoạn hoàn chỉnh của *P. grisea* là *Magnaporthe grisea* lại là nấm Pyrenomyceteous.



Conidia = bào tử đính, conidiophore = cọng mang túi bào tử

Hình 6.8. Cuống bào tử và bào tử của *Pyricularia oryzae* (Sharma, 1998)

Giống FUSARIUM

Đặc điểm

Fusarium là chi lớn nhất trong Tuberculariaceae, chúng hoại sinh hoặc ký sinh trên nhiều cây trồng, cây ăn trái và rau. Nó là nguyên nhân chính làm héo rũ cây chủ. Hệ sợi nấm lan toả khắp mô mạch và lấp kín mạch gỗ. Sự lấp mạch gỗ sẽ cản trở quá trình chuyển vận nước làm héo cây (hình 6.9 A), Fusarium cũng sản xuất một số chất độc tiết vào mạch dẫn cây chủ cũng có thể gây héo rũ, nhiều loài thực vật bị Fusarium tấn công (hình 6.9. A). Sau đây là vài loài Fusarium gây bệnh héo lá và cây chủ (trong ngoặc đơn): *F. udum* (trên đậu sắn *Cajanus cajan*), *F. oxysporum* bv. *licopersici* (trên cà chua *Lycopersicon esculentum*), *F. lini* (trên cây lanh *Linum usitatissimum*) *F. solani* (trên khoai tây *Solanum tuberosum*) và *F. orthoceras* (trên đậu mơ-đậu Thổ Nhĩ Kỳ *Cicer arietium*).

Hệ sợi nấm phân nhánh, có vách ngăn, sợi nấm thường không màu, chuyển màu nâu khi già. Hệ sợi nấm sản sinh độc tố tiết vào hệ mạch gây héo cây chủ.

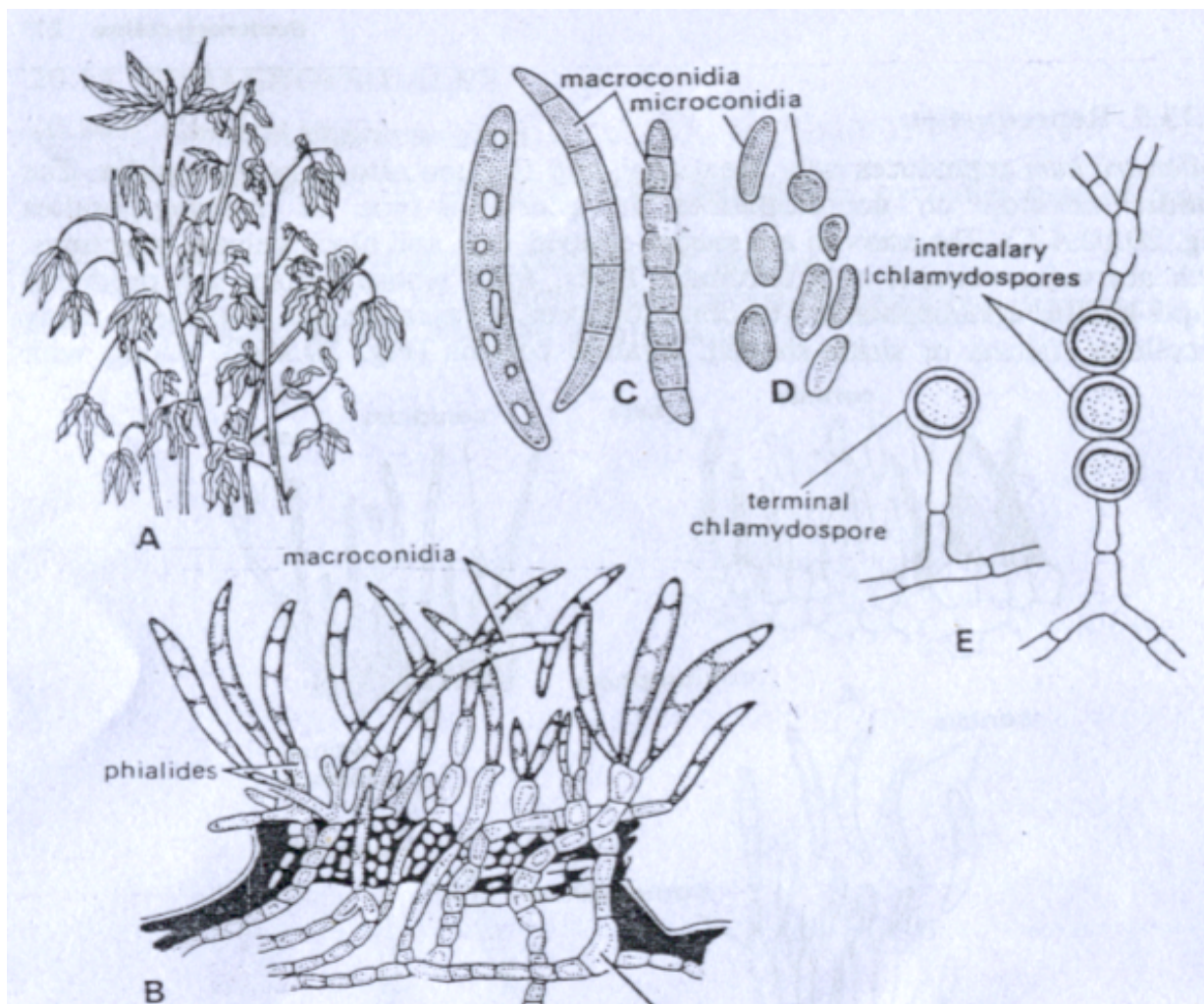
Sinh sản

Fusarium sinh sản vô tính trung bình giữa 3 kiểu bào tử vô tính là bào tử đính lớn (Macroconidia), bào tử đính nhỏ (Microconidia) và bào tử vách dày (hậu bào tử - Chlamydospores). Macroconidia dài, nhiều nhân, hình liềm hoặc thân cong sinh ra từ cuống bào tử. Đầu và cuối bào tử lớn thuôn nhọn (hình 6.9 C); Một vài loài bào tử lớn tách rời và không gắn trên cuống bào tử, những tế bào sinh bào tử lớn gọi là thể bình (phialide) (hình 6.9.B).

Tiểu bào tử đính thường đơn nhân đôi khi 2 ngăn, hình cầu hoặc hình trứng được sinh ra từ một thể bình hay những cuống bào tử phân nhánh hoặc không phân nhánh (hình 6.9 D); Tiểu bào tử đính thường được giữ trong một nhóm nhỏ và tiểu bào tử đính của Fusarium rất giống bào tử

của *Cephalosporium* vì thế giai đoạn này thường được qui vào nấm *Cephalosporium*.

Bào tử vách dày (hình 6.9 E) hình tròn hoặc hình trứng, vách dày, nằm tậm cùng hoặc chen giữa các sợi nấm giả. Chúng có thể phát triển đơn hoặc thành chuỗi, chúng tách ra và mọc các ống mầm nếu bào tử gặp điều kiện thuận lợi, Hậu bào tử hay bào tử vách dày rất bền và tồn tại độc lập trong thời gian dài.



Hình 6.9. A, *Fusarium udum* gây bệnh héo lá (trên đậu sắn *Cajanus cajan*); B, cuống sinh bào tử và bào tử đính lớn; C, đại bào tử đính

(macroconidia); D, tiểu bào tử đính (microconidia); E, bào tử vách dày (hậu bào tử)(Chlamydospore)(Sharma, 1998)

Lớp Coelomycetes

Đặc tính chung

1. Nhóm này ký sinh và hoại sinh trên thực vật có mạch trên cạn. Một số ký sinh bậc hai trên nấm khác.
2. Tảo là thể quả thật, hệ sợi nấm có vách ngăn.
3. Không có tế bào chồi.
4. Bào tử và cuống bào tử sắp xếp trên túi bào tử hoặc cụm cuống bào tử.
5. Túi bào tử bề mặt hay nằm sâu bên trong, hình cầu, trái phẳng hoặc hình đĩa, một vách tạo những tế bào cùng đường kính.
6. Cụm cuống bào tử nằm bên trong chất nền thiếu phần bên và trên vách (Sutton, 1973)
7. Bào tử đơn bào, rụng sớm, trong suốt hoặc có sắc tố tế bào.

Phân loại

Sutton (1973) đề nghị Coelomycetes vào 2 bộ:

1. Melanconiales: thể quả kiểu cụm cuống bào tử.
2. Sphaeropsidales: thể quả kiểu túi bào tử phần.

Đặc điểm bộ Melanconiales

1. Các cá thể ký sinh hoặc hoại sinh trên thực vật
2. Thể quả kiểu cụm cuống bào tử.
3. Mô chất nền giới hạn cơ sở của thể quả.
4. Thể quả dưới lớp cutin, dưới biểu bì, hoặc dưới chu bì và vỡ ra bởi sự rạn nứt của mô vật chủ.

Melanconiales có một họ Melaconiaceae (Sutton, 1973) với giống *Colletotrichum* được mô tả ở đây.

Đặc điểm bộ Sphaeropsidales

1. Tính chất chủ yếu là thể quả dạng túi bào tử phấn.
2. Cá thể có kích thước hiển vi ký sinh hoặc hoại sinh.
3. Màng bao quanh thể quả là nhu mô giả.
4. Bào tử định dạng từ các vách ngăn.

Giống COLLETOTRICHUM

Đặc điểm

Nó được mô tả có 11 loài (von Arx, 1957; Sutton, 1973). Nhưng Alexopoulos và Mims (1979) thì đề xuất trên 1000 loài hình thức trong giống này đã được mô tả trước đây, phần lớn chúng trùng tên. Theo ý kiến gần nhất của Baxter và cộng sự (1985), *Colletotrichum* được giới thiệu có 21 loài: *C. coccodes*, *C. dematium*, *C. gloeosporioides*, *C. graminicola*, *C. falcatum* và *C. capsici*... là những loài thường gây bệnh thán thư (anthracnose).

- Bệnh thối đỏ ở mía

Đây là bệnh thường gặp ở mía do *C. falcatum*, nấm tấn công chính vào thân và lá (hình 6.10), phiến lá trở nên nhạt hoặc đỏ sậm và rủ xuống, thân có nhiều vết nứt và

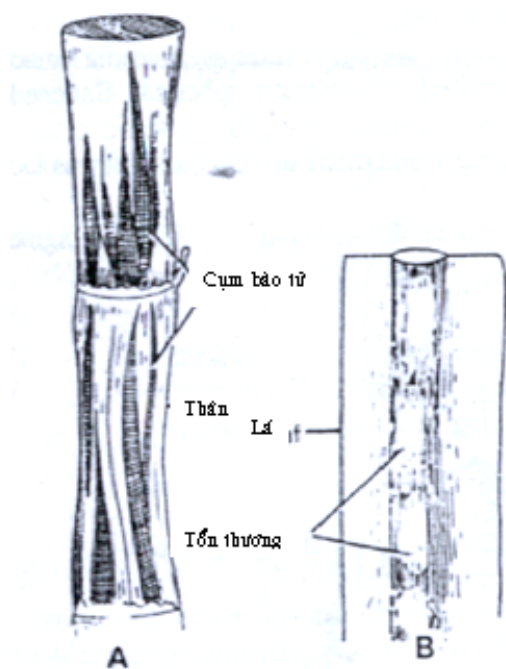
lớp màng sợi đỏ phát triển dọc thân; Sự hoá đỏ chủ yếu ở bó mạch, đôi khi vào tận trong ruột và thân bị thối, rút ngắn tại các đốt.

- Sợi nấm

Nội sinh, sợi nấm mảnh, phân nhánh, không màu, có vách ngăn, sợi nấm có nội bào và gian bào; Nhiều hạt dầu được sản xuất trong mỗi tế bào của hệ sợi nấm; Khi chín sợi nấm trở nên sậm màu và bện xoắn lại thành dạng chất nền nhỏ dưới lớp ngoài cùng.

- Sinh sản

Colletotrichum chỉ sinh sản vô tính bằng bào tử đính, bào tử đính phát triển trên cuống bào tử trong dạng thể quả là cụm cuống bào tử (hình 6.11 A-C); Cụm cuống bào tử có dạng đĩa phẳng, mặt sau có cấu trúc phần mịn, mỗi cụm cuống bào tử gồm lớp chất nền, bề mặt sản sinh cuống bào tử trong suốt (hình 6.11.C). Cuống bào tử không có vách ngăn kéo dài đơn bào, dạng liềm, cong, bào tử trong suốt. Cùng với bào tử và cuống bào tử là các lông cứng trên mỗi cụm cuống bào tử, lông dài cứng, thuôn nhọn, không phân nhánh và đa bào cấu trúc như tơ cứng (hình 6.11.A-B) và Frost (1964) mô tả một vài loài của *Colletotrichum* có hoặc không có lông cứng có thể được kiểm soát bởi sự thay đổi độ ẩm.



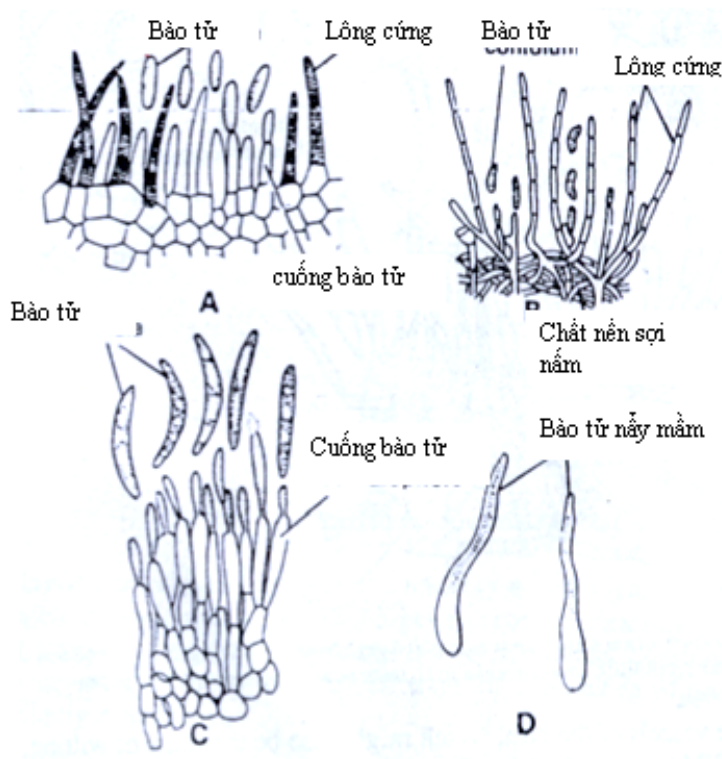
Hình 6.10. *Colletotrichum falcatum*. A, cụm bào tử trong thân; B, cụm bào tử trên lá (Sharma, 1998)

Sự hình thành một số lớn của bào tử gây nứt gãy trên biểu bì vật chủ, gặp điều kiện thuận lợi, mỗi bào tử mọc từ một đến nhiều ống mầm để hình thành hệ sợi nấm (Hình 6.11.D); Đĩa bám là dạng của *Colletotrichum* trong nuôi cấy (Sutton, 1962, 1968)

Sợi nấm già đôi khi hình thành vách dày, màu nâu sậm, hình cầu hoặc không đều gọi là hậu bào tử (Chlamydospores), Nó có thể ở tận cùng hoặc chen giữa sợi nấm và tồn tại trong thời gian dài và khi tách ra chúng cũng mọc mầm để hình thành sợi nấm mới.

Theo von Arx (1957) 'Sclerotia' cũng là một dạng đặc biệt của Colletotrichum,

Glomerella tucumanensis là một nấm túi (Ascomyceteous) được coi như giai đoạn hoàn chỉnh của Colletotrichum falcatum.



Hình 6.11. Cụm bào tử của Colletotrichum lindemuthianum; B, cụm bào tử của C. falcatum; C, cuống bào tử và bào tử đỉnh của C. graminicola; D, bào tử nảy mầm (Sharma, 1998)

Ngành phụ nấm Đấm (Basidiomycotina = Lớp Basidiomycetes)

Đặc trưng của ngành phụ này là thành lập bào tử nấm (basiospore) là bào tử giảm phân và thành lập bên ngoài cơ quan tạo bào tử gọi là ĐẤM (basidium)

Đặc tính tổng quát

1. Các loài nấm thuộc ngành phụ này sống trong đất, hoại sinh hay ký sinh. Nhóm hoại sinh gây ra triệu chứng làm mục cây..., nhóm ký sinh gây bệnh rỉ, cháy lá, mục nhà cửa....

2. Nhóm này chỉ sống trên ký chủ thực vật trong tự nhiên

3. Khuẩn ty phân nhánh, phát triển và có vách ngăn ngang, cắm sâu vào trong ký chủ để hút chất dinh dưỡng, chúng có màu cam, vàng.... khuẩn ty có sơ cấp, thứ cấp....

4. Vách tế bào cấu tạo bởi các sợi chitin và glucans với mối liên kết 1,3 và 1,6 -D-glucosyl

5. Các sợi khuẩn ty quấn chặt vào nhau tạo như một hình dáng của rễ cây (rhizomorph)

6. Sinh sản vô tính với đỉnh bào tử, bào tử chia đốt (arthrospore), bào tử vách mỏng (oidia), đoạn khuẩn ty và mọc mầm

7. Không có cơ quan sinh dục đặc biệt, hợp nhân chỉ là sự tiếp hợp dinh dưỡng (somatogamy) hay sự tiếp tinh (spermatization)

8. Đặc tính bào tử là những nấm bào tử, chúng phát triển một ĐẤM, nấm có thể không có vách ngăn ngang (holobasidia) hay có vách ngăn ngang (phragmobasidia), luôn luôn có 4 bào tử nấm trong một nấm, mỗi nấm bào tử có một nhân và nảy mầm ngay trong khuẩn ty đầu tiên.

9. Về mặt kinh tế, ngành phụ NẤM ĐẤM vừa gây hại vừa hữu ích với hàng triệu tấn hoa màu bị hại bị bệnh rỉ và đốm lá, chúng tấn công cả cây lương thực lẫn cây rừng nhưng có nhóm có ích như các loại nấm ăn như

nấm trắng *Agaricus bisporus*, *Volvariella volvaria* với trên 300.000 tấn cung cấp cho con người nhưng cũng có loại nấm có độc tố.

Khuẩn ty và hợp nhân (nhân kép)

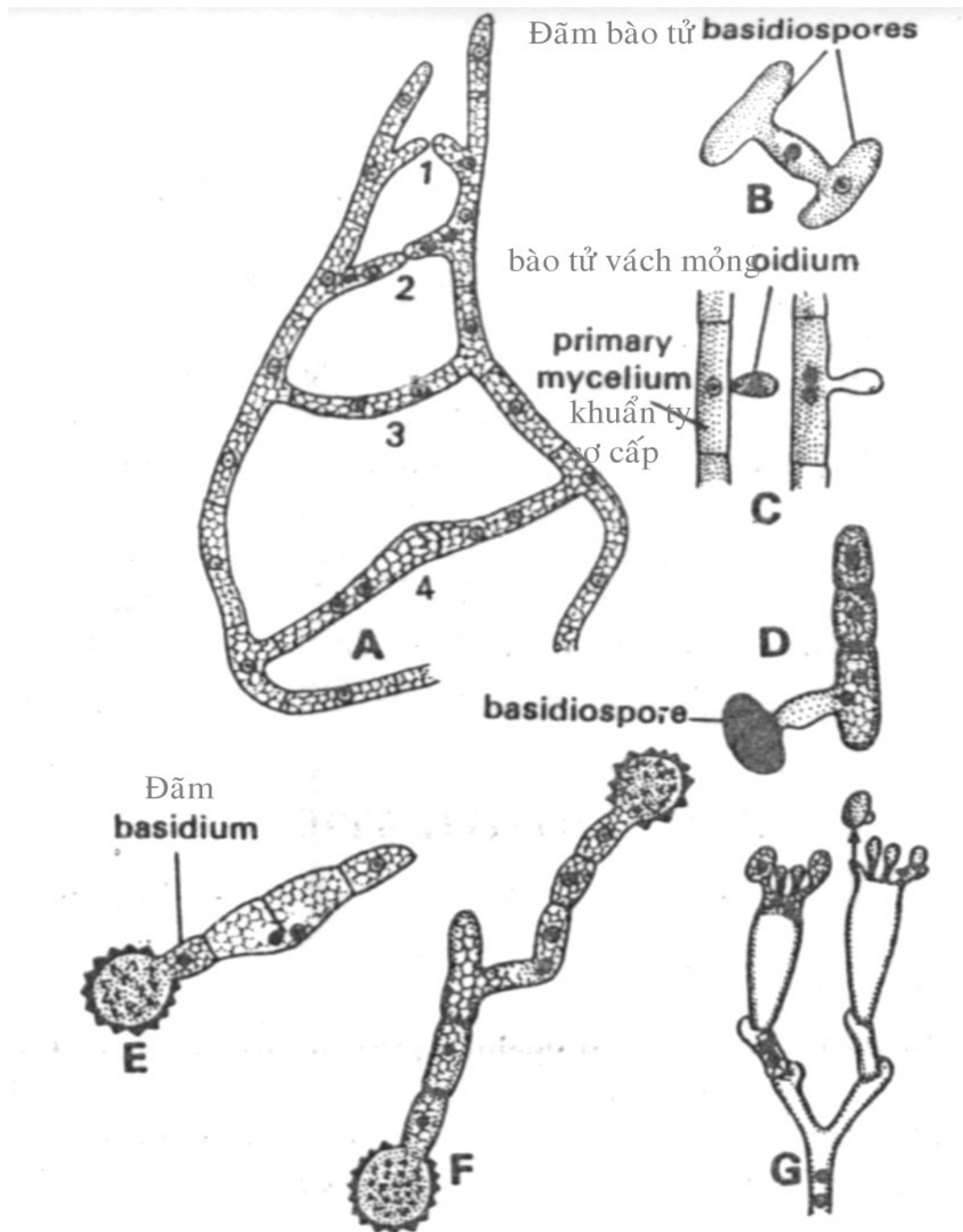
Có 3 loại khuẩn ty bậc 1, bậc 2 và bậc 3

Khuẩn ty bậc 1

Chúng phát triển từ sự nảy mầm của một đăm bào tử, gồm những tế bào đơn nhân còn gọi là đồng nhân (homokaryon), tuy nhiên trong giai đoạn khuẩn ty đa nhân sau đó phân chia các vách ngăn ngang để thành tế bào đơn nhân; Đăm không bao giờ phát triển trên khuẩn ty bậc 1.

Khuẩn ty bậc 2 và nhân kép

Khuẩn ty bậc 2 gồm những tế bào nhân kép và phát triển bởi sự hợp nhân của 2 tế bào đơn nhân. Trong những loài dị tán, tế bào hợp nhân khi những khuẩn ty bậc 1 của những loài khác nhau nhưng ở trường hợp đồng tản (homothallic) thì sự hợp nhân xảy ra giữa hai khuẩn ty của hai khuẩn ty bậc 1. Quá trình phối hợp của khuẩn ty bậc 1 để thành khuẩn ty bậc 2 hay nhân kép gọi là nhân kép hoá (dikaryotization) hay nhị bội hoá (diploidization).



Hình 5.1. Quá trình nhân kép ở nấm Đấm (A - F), khuẩn ty thứ cấp tạo ra ĐẤM và BÀO TỬ ĐẤM (Sharma, 1998)

Nhân kép hoá trong ngành phụ Basidiomycotina có thể xảy ra từ sự hợp nhân của:

1. tế bào dinh dưỡng của hai khuẩn ty xuất phát từ khuẩn ty bậc 1 của hai dòng khác nhau (hình 5.1)
2. Hai đâm bào tử của hai dòng khác nhau
3. Một bào tử vách mỏng của dòng A và một tế bào của khuẩn ty bậc 1 của dòng B
4. Một bào tử đâm nảy mầm và một tế bào đơn bội của một đâm
5. Hai tế bào đơn bội của một đâm
6. Hai đâm hình thành từ sự nảy mầm của bào tử than (smut spore) của dòng A và dòng B

Tế bào nhân kép của khuẩn ty bậc hai phân chia để tạo ra những tế bào nhân kép từ sự phân cắt đồng thời của hai nhân; Đâm phát triển từ những tế bào nhân kép của khuẩn ty nhân kép.

Khuẩn ty bậc 3

Khuẩn ty bậc 2 của một số nấm Đâm tiến hoá sẽ tạo ra đâm nang (basidiocarps) gọi là khuẩn ty bậc 3.

Tạo mẫu (Clamp connection)

Mẫu được hình thành trong hầu hết các loài của ngành này, nó hình thành trong suốt sự phân chia tế bào khuẩn của khuẩn ty bậc hai, thông thường một tế bào phân chia trong khuẩn ty bị giới hạn để thành tế bào hoàn chỉnh. Sự hình thành mẫu trải qua các bước sau (hình 5.2):

1. Cùng lúc với phân chia tế bào nhân kép sẽ xuất hiện một đoạn dài giữa hai nhân X và Y, đoạn hình thành như một cái MẪU
2. Nhân Y di chuyển ra ngoài và tạo thành một MẪU
3. Nhân X và Y đồng thời phân chia
4. Nhân Y vừa phân chia trong mẫu và nhân X' vừa được phân chia tiến về phía nhân Y', nhân Y trong mẫu tiếp hợp với nhân X.

5. Sự hình thành vách tế bào để ngăn chia giữa hai nhân X và Y với nhân X' và Y', phân chia tế bào mẹ và tế bào con.
6. Tế bào con với hai nhân X' và Y' tiến ra phía trước.

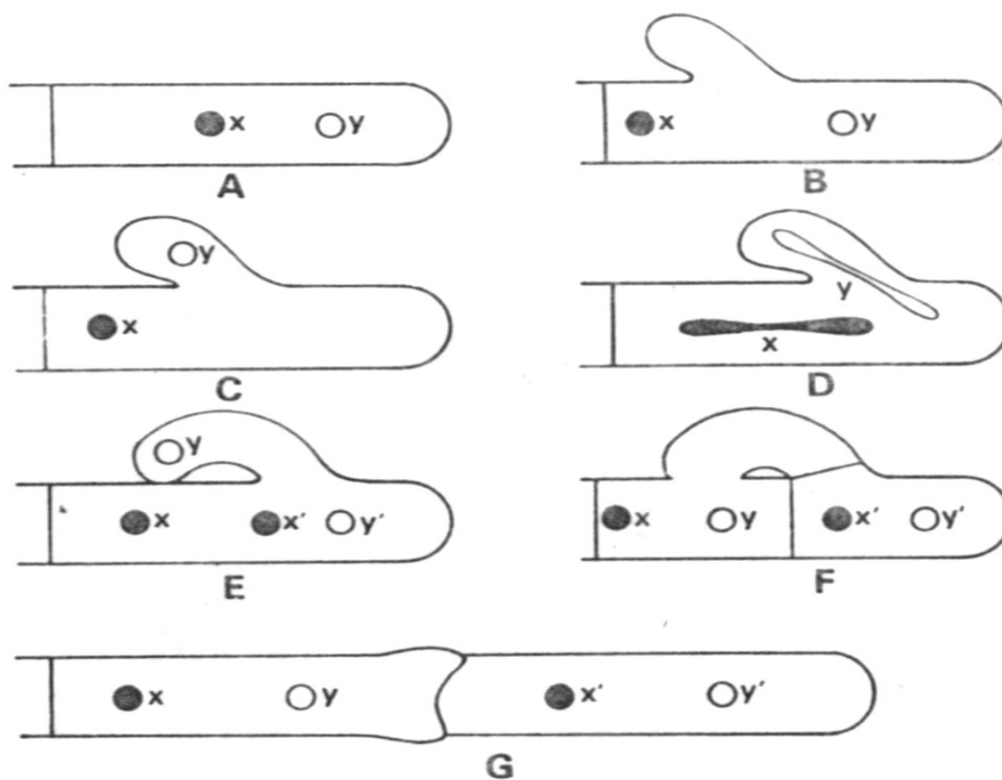
ĐÃM (Basidia)

Cấu trúc

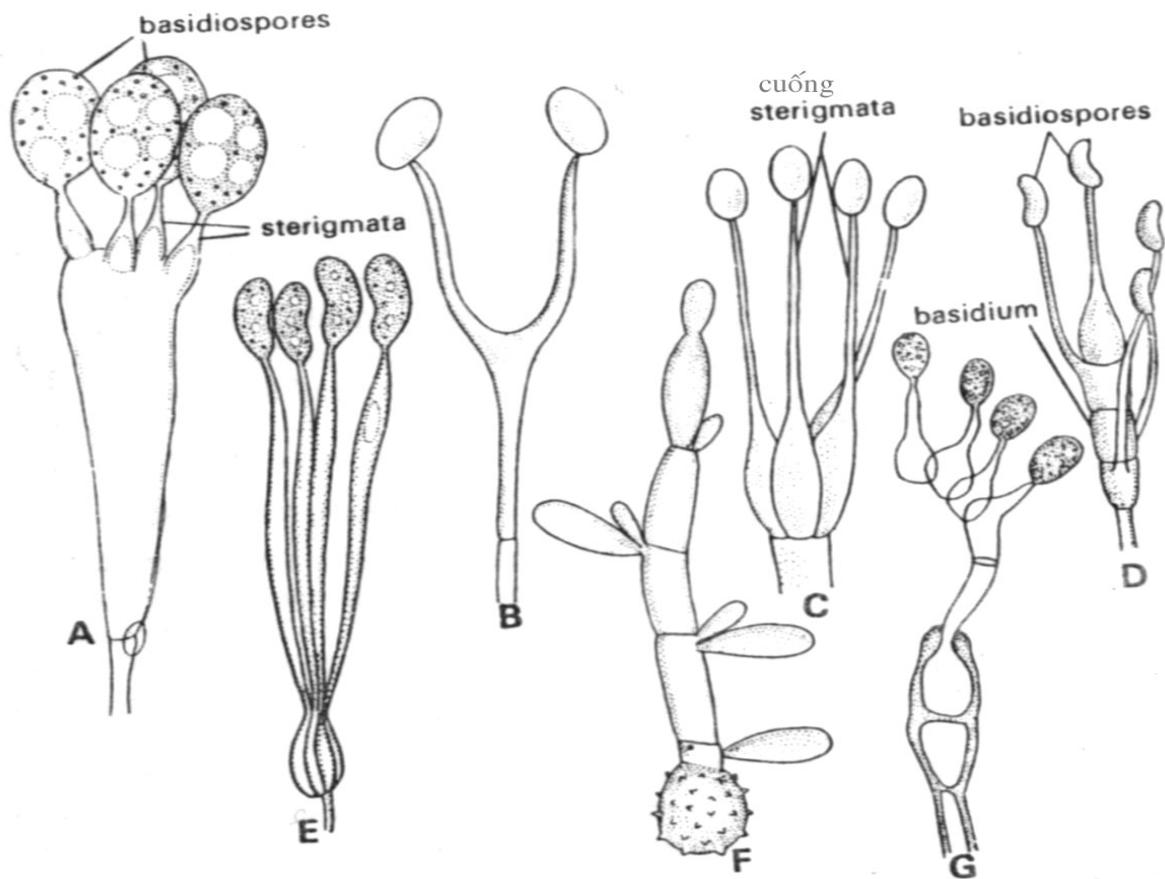
Đãm là một bộ phận, cơ quan hay một tế bào nấm; mang một số bào tử đãm trên bề mặt của nó. Số bào tử đãm này được hình thành các bước sau: hợp tế bào chất và hợp nhân (karyogamy) rồi giảm phân và số bào tử đãm là 4. Tuy nhiên, chi *Dacrymyces* và *Calocera* có mỗi đãm chỉ chứa 2 bào tử đãm. Theo Talbort (1954), mỗi đãm có thể chia làm 3 phần:

- TIỀN ĐÃM (Probasidium), nơi nhân sẽ phân chia
- TÂM ĐÃM (Metabasidium), nơi nhân sẽ giảm phân
- CUỐI (Sterigma), phần trung gian giữa hai trên

Thông thường ĐÃM có dạng bầu dục hay hình thận (hình 5.3)



Hình 5.2. Quá trình thành lập một MẤU trong một khuẩn ty (Sharma, 1998)



Hình 5.3. Các loại ĐẤM (Sharma, 1998)

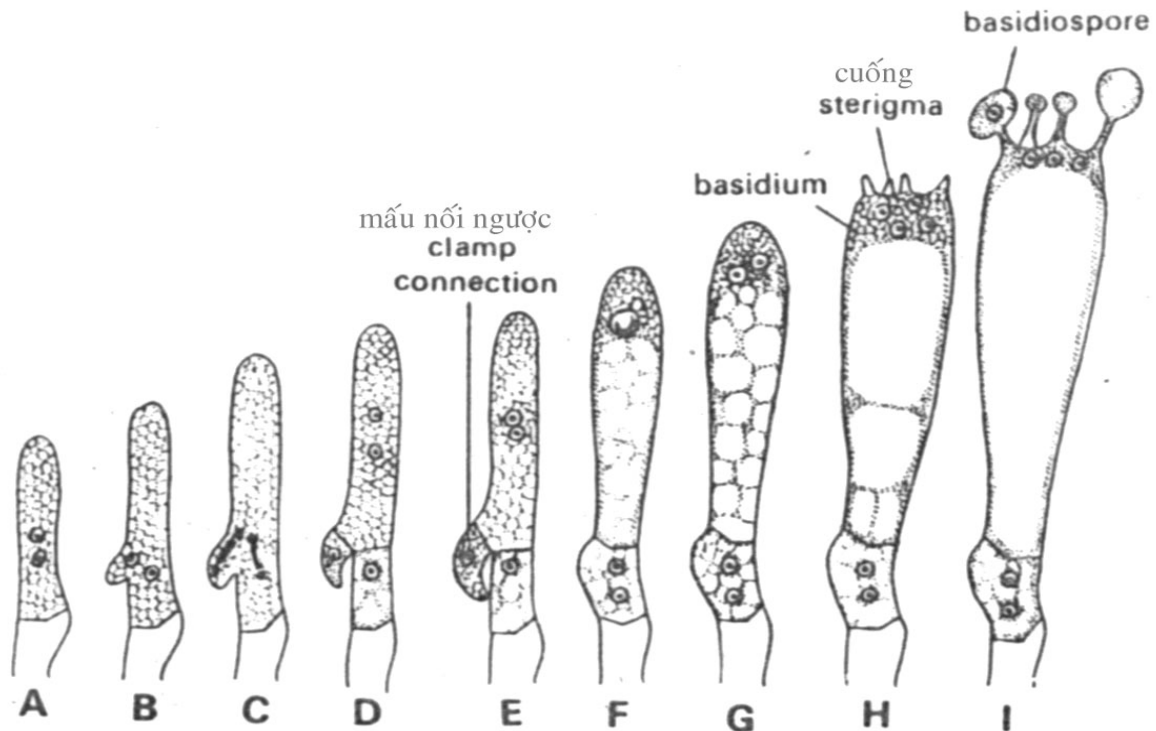
Các loại Đấm

Có hai loại đấm được các nhà khoa học công nhận, đó là:

- TOÀN ĐẤM (Holobasidium) : đấm không có vách, chỉ là một tế bào đơn độc
- VÁCH ĐẤM (Phragmobasidium) là một đấm có nhiều tế bào kéo dài, không có vách ngăn

Mỗi vách đấm chứa một 1 vị trí đầu tiên phân chia gọi là SINH ĐẤM (Hypobasidium) và sau này là NGOẠI ĐẤM (Epibasidium)

Phát triển của một TOÀN ĐẼM



Đấm hình thành và phát triển trong thể có một lớp bao bên ngoài gọi là BÀO TẦNG (Hymenium) (hình 5.4)

Hình 5.4. Các giai đoạn phát triển của một TOÀN ĐẼM (Sharma, 1998)

Một số tế bào của bào tầng phát triển thành một ĐẼM, thông thường tế bào sẽ tạo nên một mấu rồi kéo dài ra sau đó nhân tiếp hợp sẽ tiến hành giảm phân cho ra 4 nhân đơn bội và phát triển thành 4 đấm bào tử.

Sự phát triển của VÁCH ĐẼM

Rỉ và muội than (smut) chứa những vách đấm, một vách đấm trong than phát triển với sự nảy mầm của một bào tử nhị bội có vách dày, chung

quanh có một lớp tế bào nhị bội của một khuẩn ty (nhị bội); Hai nhân trong một bào tử phối hợp thành một nhân hợp tử nhị bội. Bào tử nảy mầm với một ống mầm hay một ngoại đấm (epibasidium). Trong giai đoạn này, vị trí hình thành đầu tiên của bào tử được gọi là NỘI ĐẤM (Hypobasidium); nhân nhị bội tiến hành giảm phân thành 4 nhân đơn bội

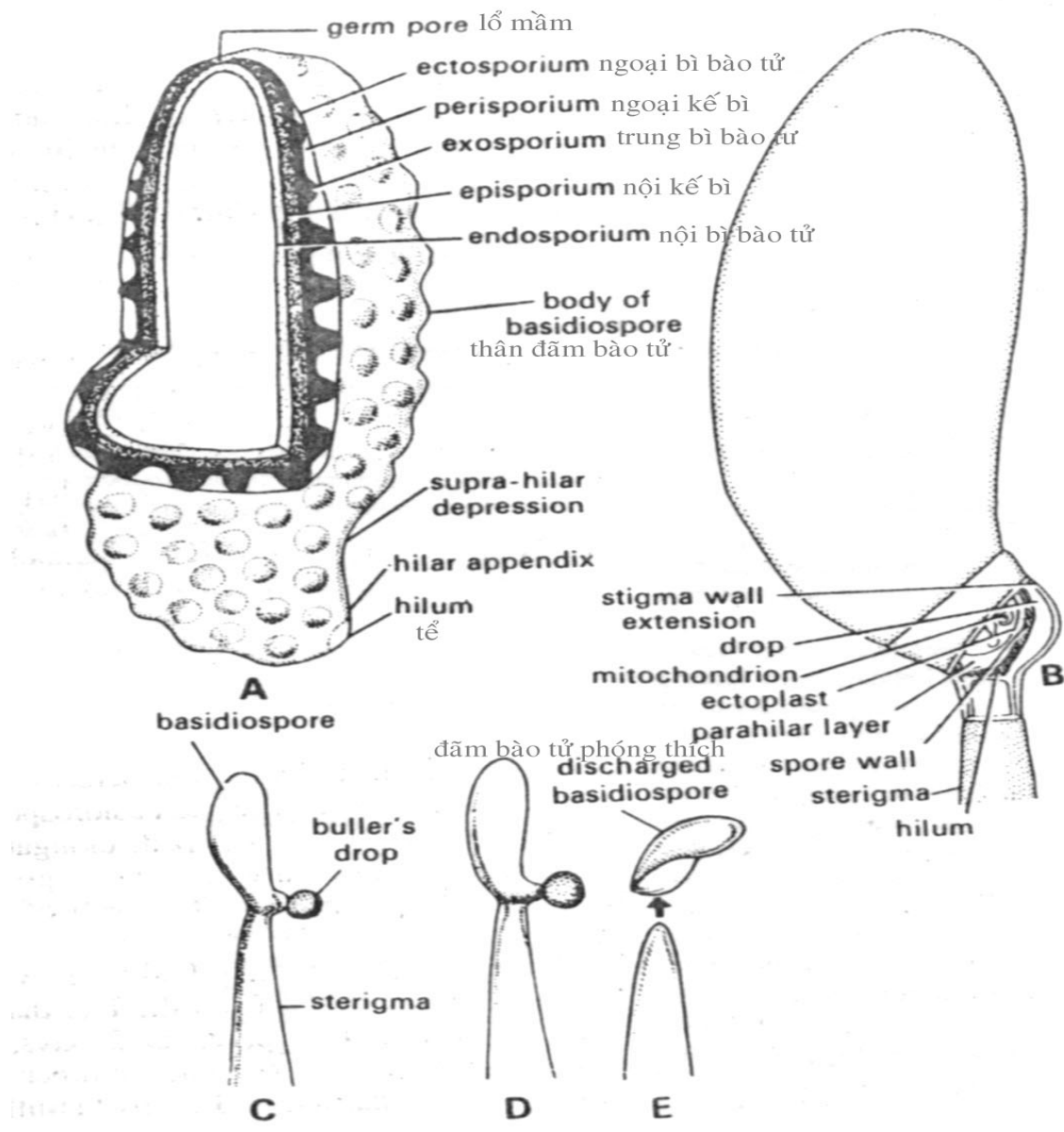
rồi di chuyển vào trong một ngoại đấm, sau đó phân đoạn thành 4 tế bào đơn bội, từ mỗi tế bào của ngoại đấm phát triển một cuống (sterigma) và tại đầu mỗi cuống sẽ phát triển một đấm bào tử.

BÀO TỬ ĐẤM (Basiospore)

Hình thái

Bào tử đấm có cấu trúc đơn bội nhưng có một số giống lại chứa đến 2 nhân và trong họ Dacrymytaceae, bào tử đấm không có vách ngăn (Reil, 1974).

Bào tử đấm có hình cầu, bầu dục, chai.... với nhiều màu sắc khác nhau như vàng, xanh, tím, nâu, hay không màu và vách trơn láng. Số lượng bào tử đấm được tạo ra từ một quả thể rất lớn ví dụ như ở nấm *Agaricus campestris* có đến 1,8 tỉ bào tử đấm trong 2 ngày hay trung bình 40 triệu bào tử/giờ.



Hình 5.5. Mô hình tiêu biểu của một BÀO TỬ ĐẤM cắt ngang (Sharma, 1998)

Phần góc đáy của một bào tử đấm gọi là TẾ (hilum)(hình 5.5), kế bên trên là PHỤ TẾ (hilar appendix). Theo Pegler và Young (1975) vách bào tử đấm gồm có 5 lớp: NGOẠI BÌ BÀO TỬ (ectosporium), NGOẠI KẾ BÌ BÀO TỬ (perisporium), TRUNG BÌ BÀO TỬ (exosporium), NỘI KẾ BÌ BÀO TỬ (episporium), và NỘI BÌ BÀO TỬ (endosporium).

Lớp ngoài thì sần sùi, lớp giữa không màu và bào tử đâm non chỉ có 2 lớp: NGOÀI BÌ và NỘI BÌ đến khi trưởng thành thì phát triển 5 lớp.

Cơ chế phóng thích của bào tử đâm

Nhiều cơ chế được đề nghị nhưng nhiều nhà khoa học đồng ý cơ chế BONG BÓNG hay BỌT bắt nguồn từ phụ rốn. Theo Buller (1909, 1922), bong bóng ban đầu là dung dịch (hình 5.5) và tăng kích thước lần lần cho đến khi đâm bào tử đột ngột rời khỏi cọng nên còn gọi là BONG BÓNG BULLER.

Những nghiên cứu của Wells (1965) dưới kính hiển vi điện tử cho thấy bao bên ngoài giọt dung dịch đó là một lớp màng của cuống và chính những áp lực của cuống bao này sẽ làm bào tử đâm phóng thích thế nhưng theo Olive (1964) và Ingold và Dunn (1968) cho rằng những giọt này thay vì là dung dịch lại là khí CO₂ và nhờ đó bung ra dễ dàng mang theo các bào tử đâm, cơ chế này có tên PHÓNG THÍCH NỔ (explosive discharge). Theo van Niel và ctv (1972), giọt bong bóng này có thể là khí có thể là dung dịch và cả hai đều rất dễ dàng giúp cho bào tử phóng thích ra ngoài.

Phân loại

Ainsworth (1973) chia ngành phụ này thành 3 lớp sau:

1. Lớp Teliomycetes : không có bào đâm và thay thế bằng bào tử vách dày (chlamydospore) tiêu biểu là giống Puccinia và Ustilago
2. Lớp Hymenomycetes : có bào đâm và tiêu biểu là giống Agaricus và Volvariella
3. Lớp Gasteromycetes : có bào đâm

Lớp Teliomycetes

Tiêu biểu cho lớp này là nấm Rỉ sắt (rust) và muội than (smuts) ký sinh trên thực vật

Bộ Uredinales

Họ Puccinaceae (bào tử đông [teliospore])

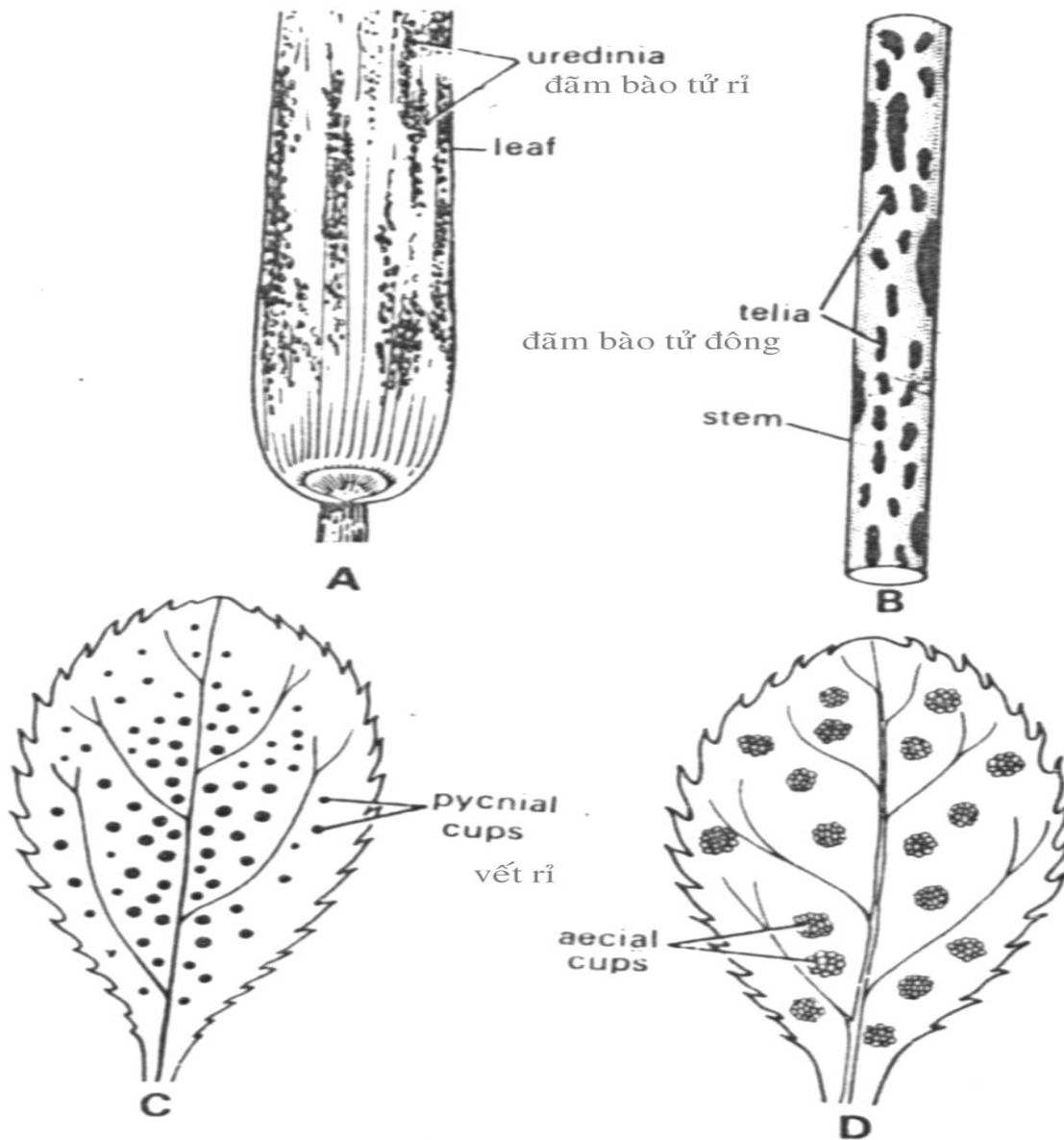
Giống [Chi] Puccinia

* *Puccinia graminis*

Nấm này thuộc nấm ký sinh bắt buộc trên cây lương thực với hơn 700 loài. Nấm *Puccinia graminis* có chu kỳ sinh trưởng trên 2 ký chủ khác nhau (lúa mì và dâu [Berberis vulgaris]), chúng sẽ tạo ra vết gỉ sắt trên lá (hình 5.6) nhưng giai đoạn nhũ bột của vòng đời nấm này trên lúa mì (hình 5.7).

Bào tử rỉ (urediniospore) là một cấu trúc cuống phát triển thành thể hình bầu dục, cầu tròn, mỗi bào tử chứa 2 nhân và bao bằng một lớp vỏ dày, từ 50.000 đến 60.000 bào tử trong đốm bào tử rỉ (uredinium). Các đốm bào tử rỉ được tìm thấy trên thân, lá lúa mì có màu rỉ đỏ, đen.

Từ một bào tử rỉ nảy mầm và cho ra một bào tử đốm, mỗi bào tử đốm có cấu trúc nhỏ, đơn nhân đơn bội và chúng dễ dàng bay vào trong không khí.



Hình 5.6. Các đốm rĩ sắt trên lá và thân lúa mì (A và B) trên lá dâu (C và D)(Sharma, 1998)

** Chu kỳ sinh trưởng của nấm *Puccinia graminis*

Puccinia graminis gây ra rĩ sắt trên lá và thân lúa mì chỉ là ký chủ 1 và cây dâu tằm (*Berberis vulgaris*) là ký chủ 2. Chu kỳ sinh trưởng có 5 giai đoạn trong đó 3 giai đoạn ở trên lúa mì và 2 giai đoạn sau ở cây dâu tằm.

Ở trên lúa mì chỉ gồm khuẩn ty nhị bội, khuẩn ty phát triển trên lá và thân lúa mì sẽ tạo ra các bào tử đông (teliospore), có vách dày và láng thường có dạng gần tròn và phát tán trong không khí cũng như sống sót khá lâu. Khi bào tử đông nảy mầm cho ra các đấm bào tử xuất phát từ đoạn sinh đấm (hypobasidia) rồi tạo ra hình ống dài gọi là NGOẠI ĐẤM (epibasidia), nhân nhị bội di chuyển vào ngoại đấm rồi phân chia thành 4 nhân đơn bội trong đấm bào tử và phát tán trong không khí nhưng nó không thể nảy mầm trên lúa mì và chỉ nảy mầm trên cây dâu tằm vì trên lá của cây dâu có chất dinh dưỡng cần thiết cho bào tử đấm nảy mầm và phát triển.

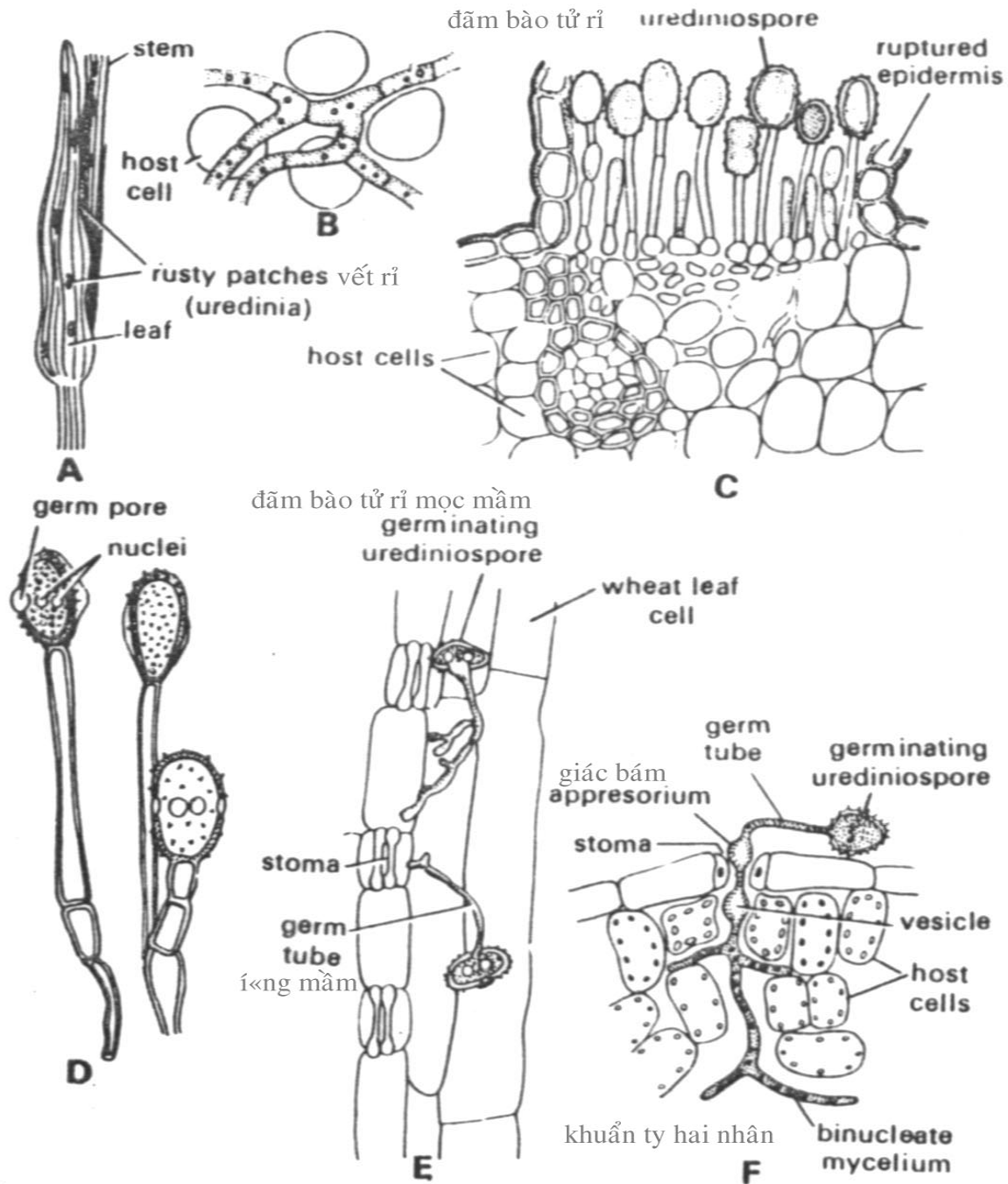
Ở trên cây dâu tằm, bào tử đấm tạo thành cái túi bào tử phấn (spermaforium).

Bộ Ustilaginales

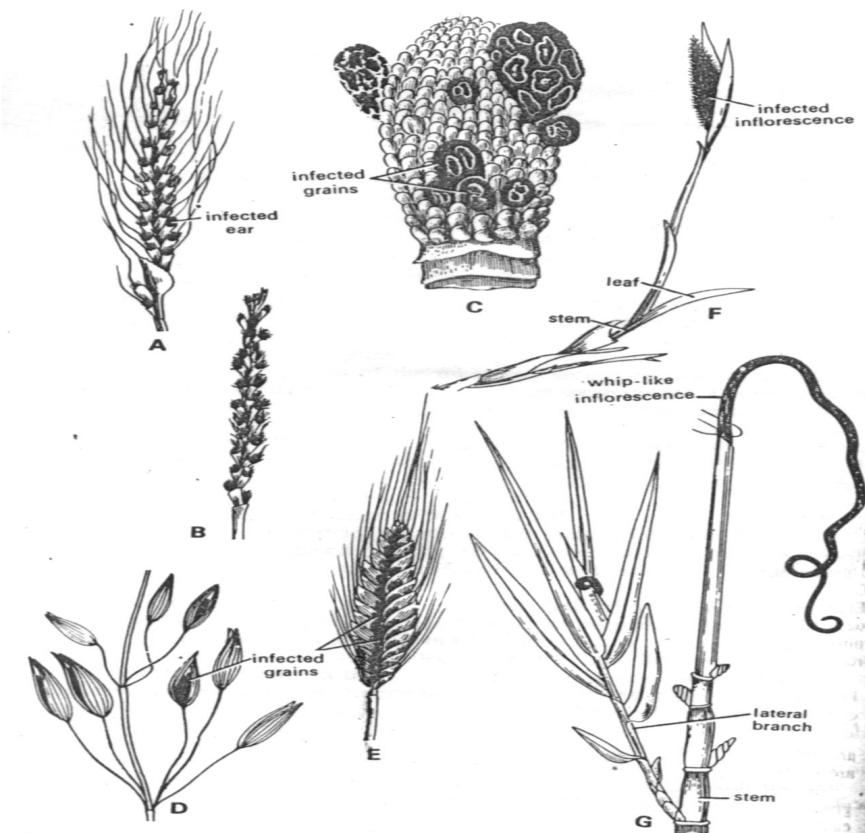
Họ Ustilaginaceae

Giống [Chi] Ustilago

Giống này có hơn 400 loài ký sinh trên thực vật và hầu hết thuộc họ Graminae và Cyperaceae trong đó có nhiều cây lương thực quan trọng; Triệu chứng thể hiện rất rõ là chúng gây ra bệnh MUỖI THAN trên hạt với những bào tử than trong một cái bọc có vỏ mỏng và khi gió thổi mạnh thì bọc vỡ ra phóng thích bào tử vào trong không khí (hình 5.8).



Hình 5.7. Lá và thân lúa mì nhiễm nấm *Puccinia graminis* với các đốm bào tử đông (A-C), một vài đốm bào tử đông (urediniospore) nảy mầm với một ống mầm xuyên vào nhu mô lá lúa mì (D - F)(Sharma, 1998)



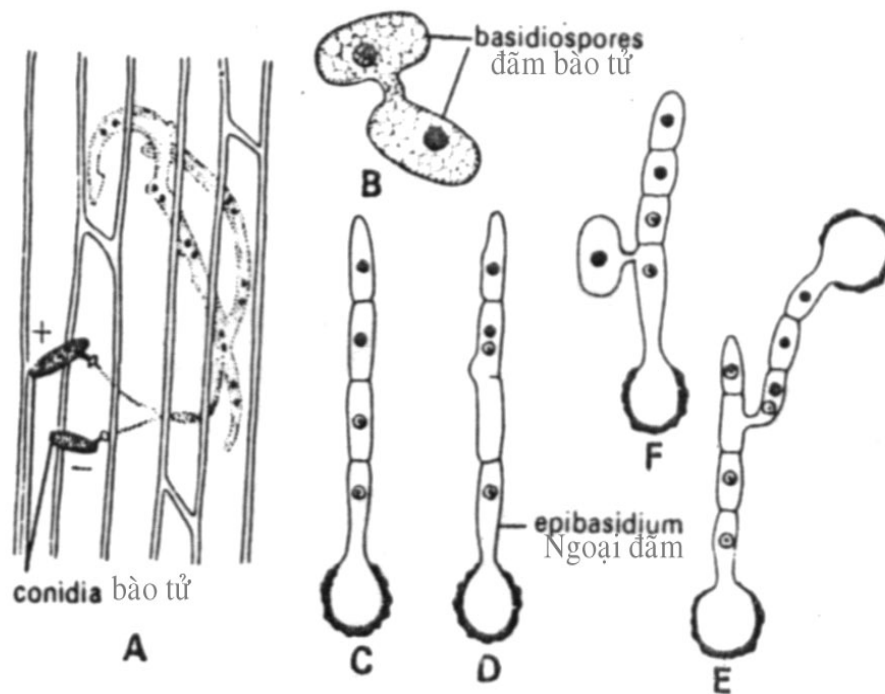
Hình 5.8. Triệu chứng nhiễm bệnh muội than do *Ustilago* gây ra trên lúa mì (A - B), trên bắp (C), trên lúa kiều mạch [oat](D), trên lúa mạch (E), trên cỏ chỉ [*Cynodon dactylon*](F), trên mía đường (F)(Sharma, 1998)

Khuẩn ty phân nhánh, có vách ngăn ngang, có 2 loại khuẩn ty: khuẩn ty sơ cấp là những khuẩn ty hình thành từ sự nảy mầm của đám bào tử với những tế bào chỉ chứa một nhân đơn bội vì vậy khuẩn ty này còn gọi là khuẩn ty đơn bội (monokaryotic mycelium), chúng chuyển sang khuẩn ty thứ cấp hay là chết, khuẩn ty thứ cấp chứa nhân nhị bội và thường gặp ở ký chủ, khuẩn ty này còn gọi là khuẩn ty nhị bội (dikaryotic mycelium).

Quá trình chuyển từ khuẩn ty đơn bội sang khuẩn ty nhị bội còn gọi là hiện tượng nhị bội hoá (diploidization = dikaryotization) trong đó 2 nhân của 2 dòng khác nhau trong tế bào đơn bội bắt cặp để thành tế bào nhị bội, quá trình này xảy ra dưới nhiều hình thức sau:

1. Phối hợp giữa 2 khuẩn ty sơ cấp của 2 dòng khác nhau (hình 5.9) như trường hợp *Ustilago maydis*

2. Phối hợp giữa 2 ống từ 2 đám bào tử nảy mầm như trường hợp *U. anthearum*
3. Phối hợp giữa 2 tế bào đơn bội
4. Phối hợp của một đám bào tử của 1 dòng và 1 ống mầm từ 1 dòng khác như trường hợp *U. hordei*
5. Phối hợp 2 đám bào tử từ túi đám bào tử phần như trường hợp *U. nuda*
6. Phối hợp giữa 1 đám bào tử và 1 tế bào đám bào tử từ dòng khác như trường hợp *U. violacea*



Hình 5.9. Những trường hợp nhị bội hoá của *Ustilago* như ở *U. maydis* [A], ở *U. anthearum* [B], ở *U. hordei* [C-D], ở *U. nuda* [E], ở *U. violacea* [F](Sharma, 1998)

** Sinh sản ở *Ustilago maydis* (gây bệnh than bắp)

Khuẩn ty nhị bội ở trên bắp tiếp tục nảy chồi trên trái bắp tạo thành các khối u (hình 5.10), khi các khuẩn ty thứ cấp phát triển các đám bào tử

đồng hình thành với các dạng cầu, tròn vách dày, hai nhân đơn bội hợp thành một nhân nhị bội sau đó các bào tử này nảy mầm cho ra một ống dài gọi là TIỀN KHUẨN TY (promycelium), nhân nhị bội di chuyển vào trong tiền khuẩn ty và phân chia thành 4 nhân đơn bội, nhân của mỗi tế bào tiền khuẩn ty phân chia thành 2 nhân con, một đi vào chồi bên cạnh và một vẫn còn ở lại tế bào chủ, chồi sẽ phát triển thành đám bào tử, còn nhân trong tế bào chủ tiếp tục phân chia cho chồi thứ hai, thứ ba..... Đám bào tử tròn, bầu dục, vỏ mỏng chứa một nhân đơn bội và khi nảy mầm cho một khuẩn ty đơn bội.

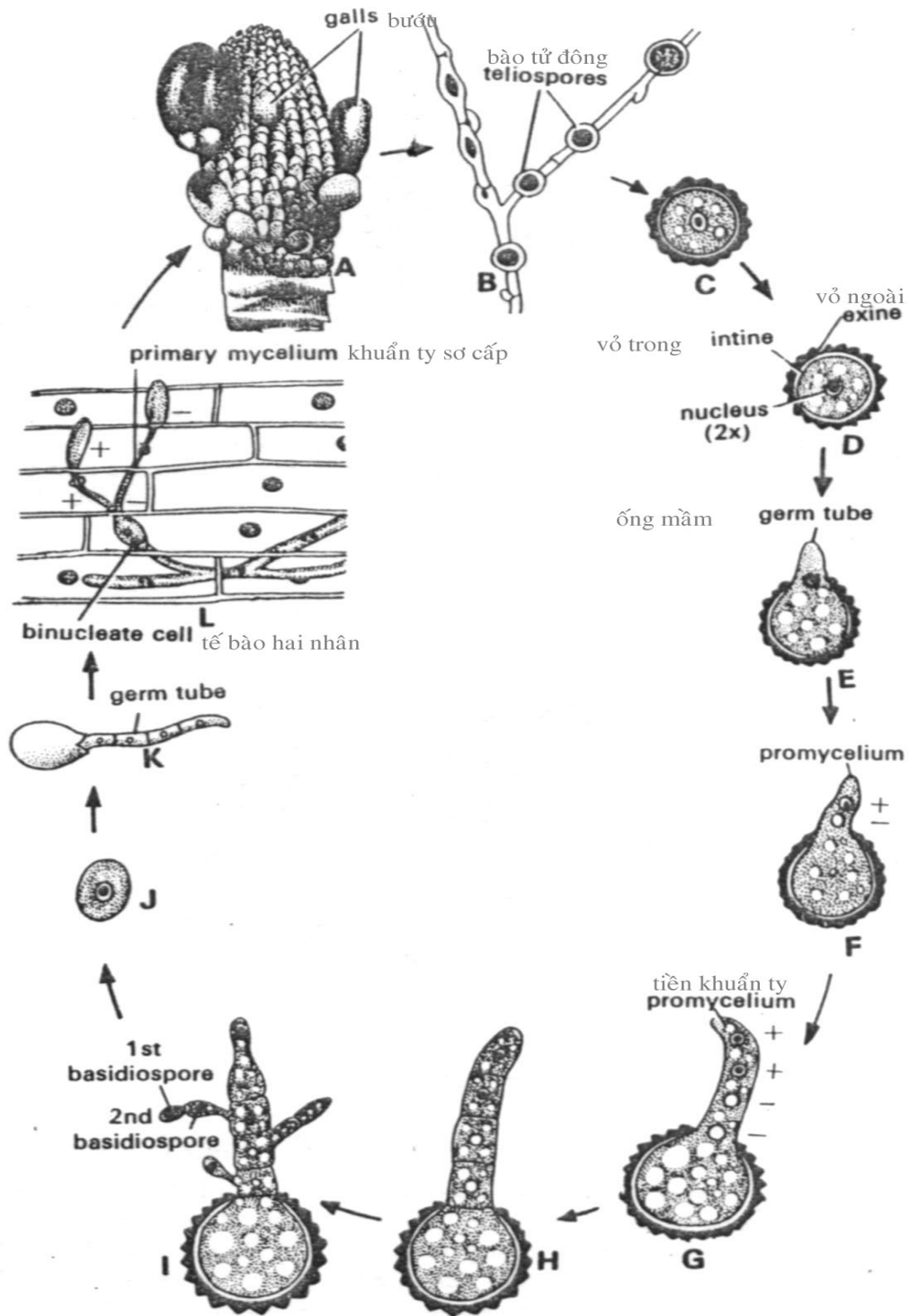
Các than bào tử dễ bị nước nóng làm hư, chỉ cần nước ấm 26oC đến 30oC trong 4 - 5 giờ hay 54oC trong 10 phút sẽ làm các bào tử mất độ nảy mầm (chết) vì vậy cần ngâm hạt giống trong nước ấm, sạch để phòng ngừa các loại nấm này. Ngoài ra còn thể dùng biện pháp kỵ khí để các bào tử không thể hô hấp và mất khả năng nảy mầm.

Lớp Hyphomycetes

Đây là lớp lớn nhất trong ngành này, bào đảm phát triển tốt nhất. Đa số các loài trong lớp này là hoại sinh, một số rất ít là ký sinh. Bào tử đảm chính là bào tử banh (ballstopore)

Lớp này chia làm 2 lớp phụ sau:

1. Lớp phụ Holobasidiomycetidae
2. Lớp phụ Phegmabasidiomycetidae

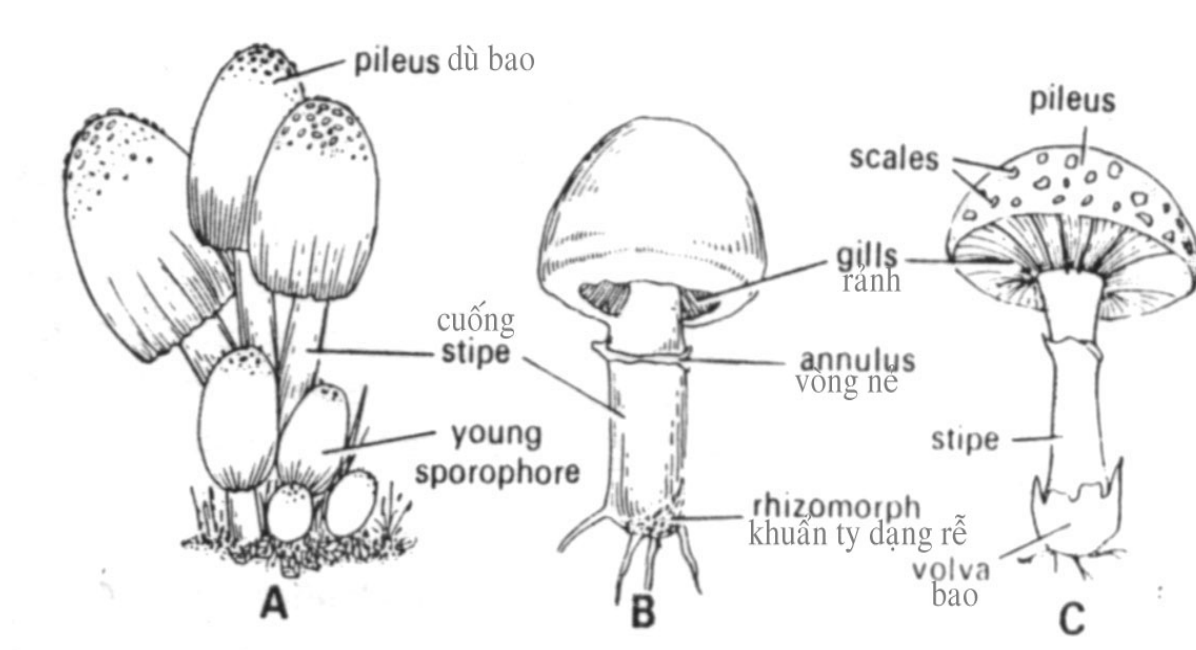


Hình 5.10. Chu kỳ sinh trưởng của nấm *Ustilago maydis* (Sharma, 1998)

Lớp phụ Holobasidiomycetidae có 6 bộ trong đó bộ Agaricales là quan trọng nhất.

Bộ Agaricales

Bộ này có những đặc điểm như có vòi dài (pileus) khác nhau (hình 5.11); trong đó sinh sản vô tính với những đám và bào tử đám hiện diện trong một quả thể gọi là bào đảm (basidiocarp), tuy nhiên sự phân nhánh với những rãnh (gill) và cộng có những vòng (ring) và nối với phần cuối của cộng có một bao (volva).



Hình 5.11. Cấu trúc của bào đảm của một số loài thuộc bộ này như *Coprinus atramentarius* (A), *Agaricus campestris* (B), mô hình tiêu biểu của một bào đảm với bao được mở (Sharma, 1998)

Nấm có 2 loại ăn được và không ăn được; loại nấm ăn được có nhiều chất dinh dưỡng với nhiều protein và vitamin cộng thêm những hương vị đặc trưng.

Họ Agaricaceae

Giống [Chi] *Agaricus campestris*

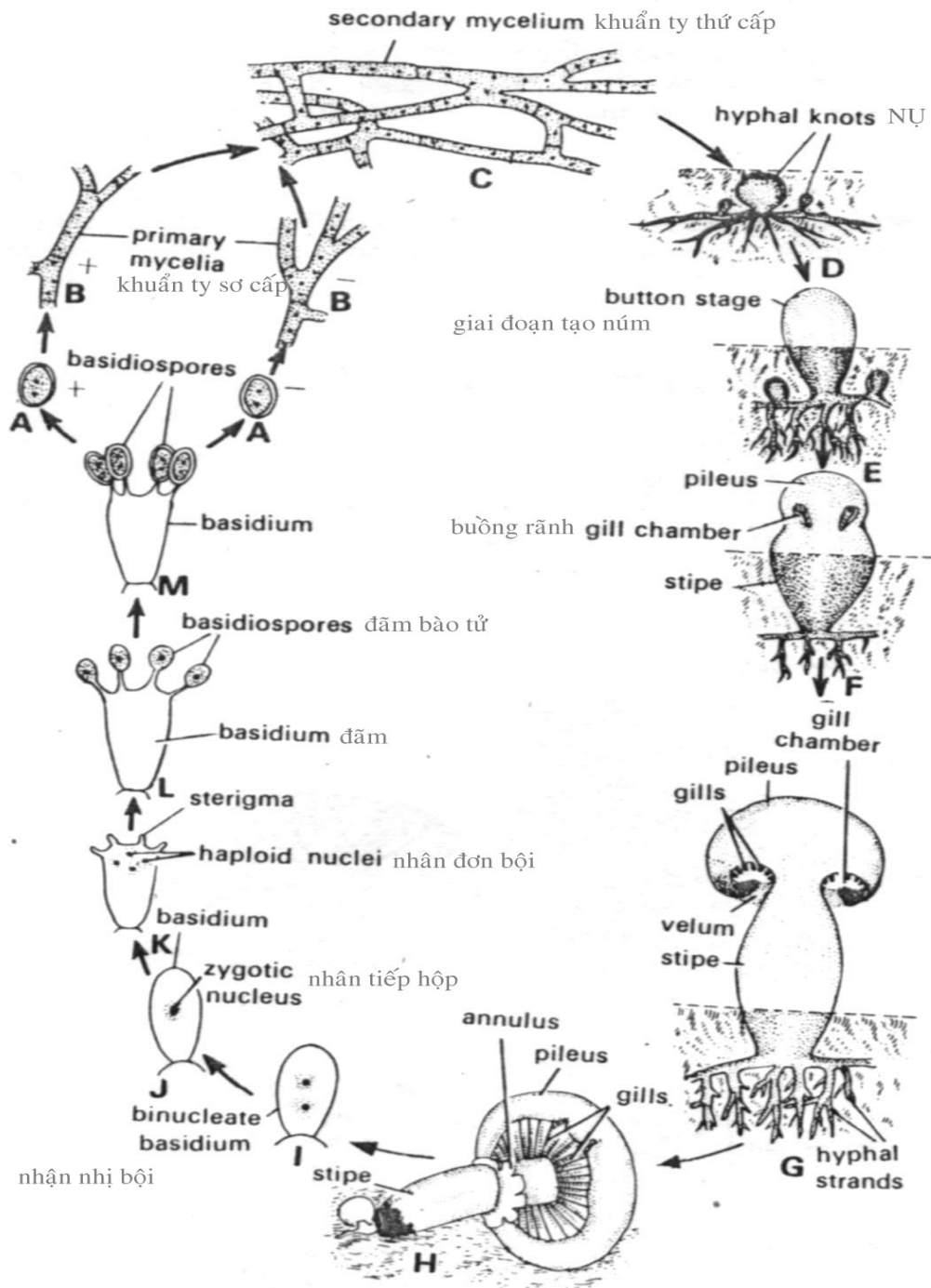
Khuẩn ty sơ cấp là khuẩn ty ngắn, không vách ngăn, bào tử đâm đơn bội nảy mầm cho ra những khuẩn ty nhiều nhân. Sự phối hợp 2 khuẩn ty sơ cấp của 2 dòng khác nhau để tạo ra khuẩn ty thứ cấp (hình 5.12), chúng phát triển thành NỤ (knots) với những khuẩn ty dạng rễ (rhizomorph) bên dưới và từ đây chúng phát triển thành quả thể. Khuẩn ty thứ cấp bậc 1 có thể thành khuẩn ty thứ cấp bậc 2 và tiềm sinh trong đất rất lâu.

* Sinh sản vô tính: rất hiếm

**** Sinh sản hữu tính**

Trong nhóm này không có cơ quan sinh dục, điểm chính của giống này là Dị TÁN, sự tiếp hợp của 2 khuẩn ty của 2 dòng khác nhau để hình thành khuẩn ty thứ cấp; từ đây phát triển thành nụ với những khuẩn ty rễ bên dưới và phát triển thành những quả thể với những rãnh bên dưới (gill) và khi quả thể bung dù khi các rãnh dần ra và có một vòng bên dưới cộng.

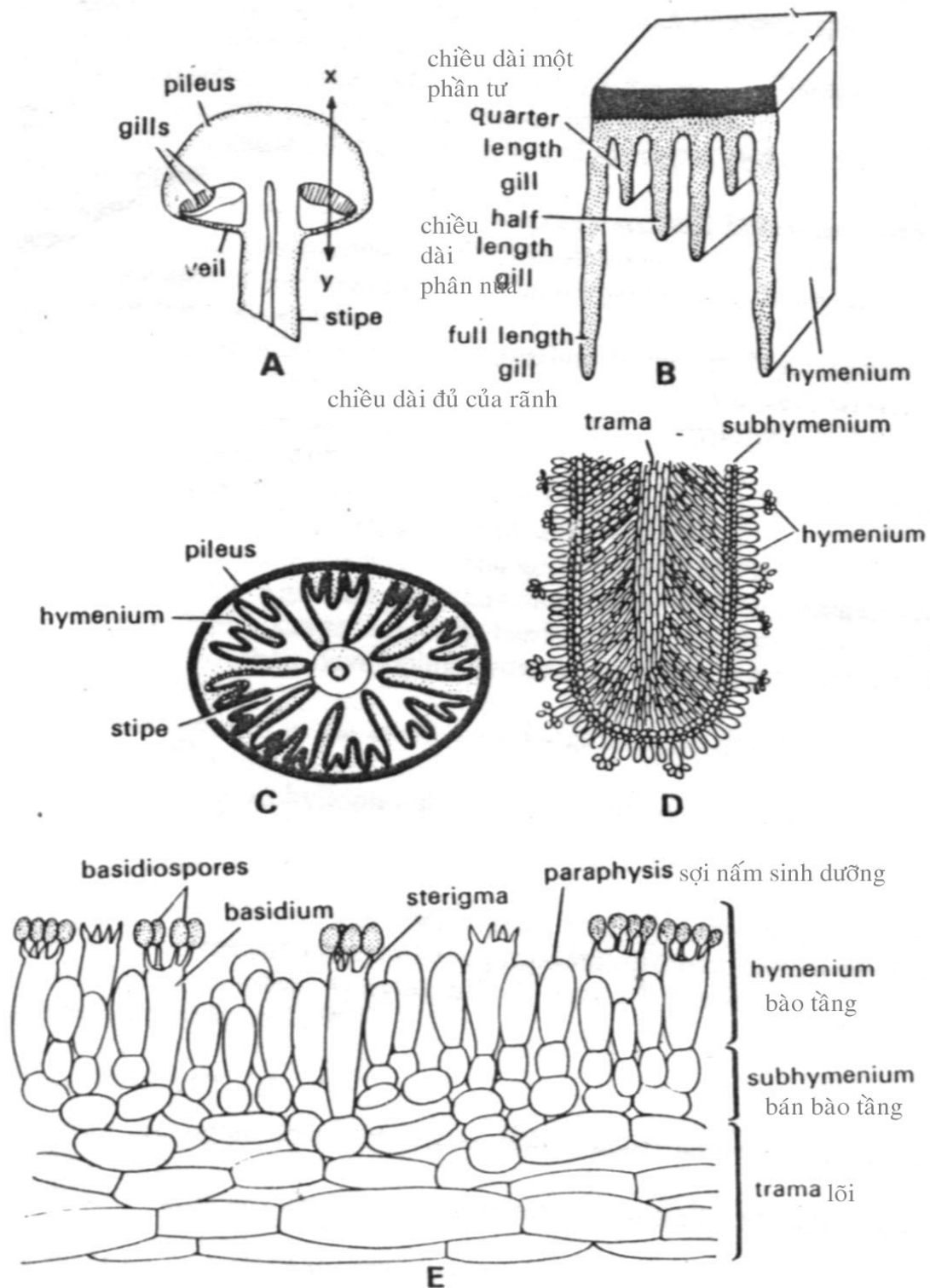
Khi quả thể bung dù lúc đó bào tử đã chín, nếu cắt quả thể ra, chúng ta sẽ thấy sự tập hợp và bó chặt của những khuẩn ty và các rãnh có 3 vòng khác nhau.



Hình 5. 12. Vòng đời của nấm *Agaricus campestris* (Sharma, 1998)

- Vùng trụ (trama) gồm những khuẩn ty bó chặt theo một chiều nhất định và tận cùng là phân dù (pileus)

- Vùng giữa (subhymenium) của rãnh, ở đây khuẩn ty có nhiều nhân nhị bội
- Vùng ngoài (hymenium) của rãnh, chứa một hay nhiều lớp tế bào có nhân nhị bội và tận cùng gồm những tế bào sinh sản gọi là ĐẤM (hình 5.13)



Hình 5.13. Cấu tạo bên trong của bào đảm của *Agaricus campestris* (Sharma, 1998)

ĐẼM là những tế bào đơn nhân nhị bội do sự kết hợp từ nhân đơn bội sau đó giảm phân thành 4 nhân đơn bội và sự phân chia 2 giới khác nhau ở giai đoạn này với 2 bào tử đấm là dòng + và 2 là dòng - , tận cùng của đấm là sự phát triển thành 4 cộng (sterigmata) và nhân đơn bội di chuyển vào 4 cộng này và cuối cùng cộng sẽ phát triển thành 4 bào tử đấm theo nguyên tắc PHÓNG THÍCH NỔ và bào tử đấm nảy mầm cho ra 1 khuẩn ty sơ cấp của dòng + hay dòng - .

Ngành phụ Nấm Bất Toàn (Deuteromycotina = lớp Deuteromycetes)
Đây là tài liệu về ngành phụ nấm bất toàn

Gíới thiệu chung

Ngành phụ Deuteromycotina gồm một hệ thống các nhóm nấm bị thiếu hoặc không phát hiện được những đặc điểm của nấm hoàn chỉnh (tiếp hợp, nang hoặc đảm); những nấm này không mang bào tử tiếp hợp (zygospore), bào tử nang (ascospore), hoặc bào tử đảm (bào tử đính thứ sinh - basidiospore). Nấm này thiếu giai đoạn sinh sản hữu tính trong vòng đời nên người ta gọi chung là nấm không hoàn chỉnh hay “Nấm bất toàn” (Imperfect fungi). Các cá thể chỉ sinh sản bằng hình thức vô tính, chủ yếu là bằng bào tử đính (conidia) phát triển trên cuống bào tử đính (conidiophores).

Sutton (1973) đề nghị Deuteromycotina như "là một tập hợp các kiểu nấm sinh sản bằng bào tử với dạng không hợp nhân bởi sự giảm nhiễm"

Đặc điểm chung

- Deuteromycotina được mô tả bởi trên 15.000 loài (Ainsworth, 1973) phần lớn sống trên cạn; Một số lớn nấm bất toàn thủy sinh (Alatospora, Tricladium, Pyricularia) tìm thấy trong cả môi trường biển và nước ngọt, đa số các cá thể hoại sinh hoặc ký sinh, là nguyên nhân gây một số bệnh trên thực vật và động vật.

- Ngoại trừ dạng đơn bào giống như nấm men của Blastomycetes, hầu hết tất cả Deuteromycotina còn lại đều có hệ khuẩn ty (mycelium) thật, gồm có sự phát triển sợi, phân nhánh và vách ngăn sợi nấm (hypha)

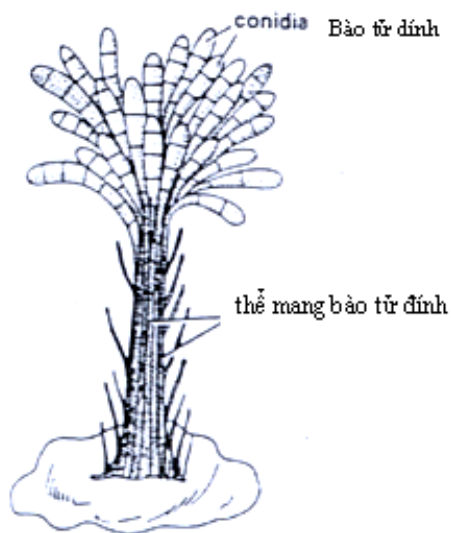
- Hệ sợi nấm thường có gian bào hoặc nội bào và mỗi tế bào chứa nhiều nhân.

- Vách ngăn trên tất cả các loài được khảo sát hầu như giống với Ascomycotina, có một lỗ thông giữa mỗi vách.

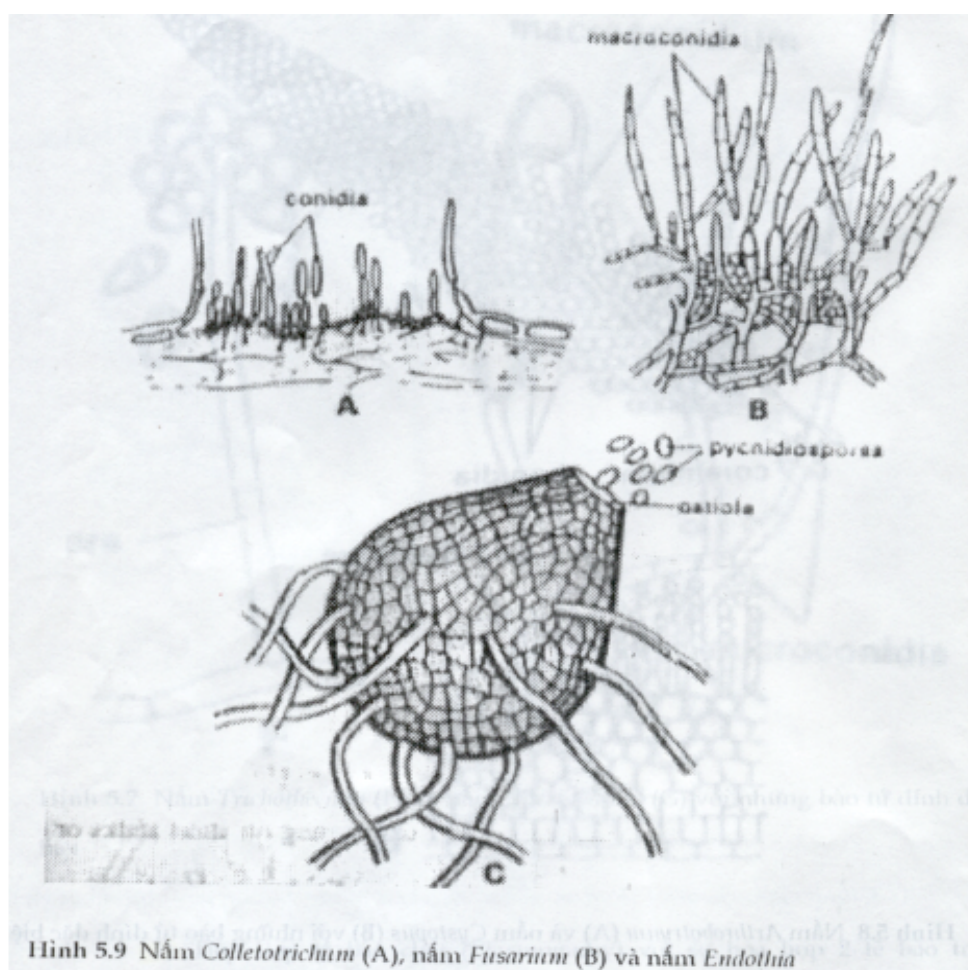
- Hoàn toàn không có sinh sản hữu tính, sinh sản chủ yếu bằng dạng bào tử đặc biệt là bào tử đỉnh (conidia); Bào tử là bào tử đỉnh bất động, phát triển bên ngoài cuống bào tử đỉnh, về phần này thì Deuteromycotina giống như Ascomycotina. Bào tử đỉnh có hình dạng, kích thước, màu sắc thay đổi... nó có thể trong suốt hoặc có màu sắc thay đổi, đơn nhân hoặc đa nhân, có vách ngăn ngang, dọc hoặc không; Nó có thể có hình trứng (oval), thuôn dài, hình cầu, dạng sao, dạng hơi cong, dạng sợi, hình đĩa, dạng cuộn xoắn hay những dạng khác.

- Bào tử đỉnh được sinh trực tiếp từ cuống bào tử hoặc từ một vài kiểu thể quả như; bó sợi bào tử (synnema) (hình 6.1), cụm cuống bào tử (arceculus) (hình 6.2), gốc cụm bào tử đỉnh (sporodochium) hoặc túi bào tử phấn (pycnidium). Những thể quả này là các mô mềm giả trong phạm vi nơi bào tử được sinh ra. Sutton (1973) phát hiện chỉ có 3 kiểu thể quả là túi bào tử phấn, cụm cuống bào tử và lớp chất đệm (stroma)

- Giới tính đối ứng (Parasexuality) (dị tính) được mô tả trên một số Deuteromycotina; dưới hiện tượng này, có sự hình thành các u tích hợp chất nguyên sinh, tiếp hợp nhân và đơn bội hoá tại một thời điểm đặc biệt hoặc một vị trí đặc biệt trong vòng đời của nấm. Hiện tượng này được đề cập một cách gián tiếp bởi Pontecorvo và Roper (1952) và những nghiên cứu bổ sung của Pontecorvo (1956,1958), Davis (1966). Một vài cơ sở bên ngoài của hiện tượng này bao gồm sự thành lập của hai kiểu nhân (heterokaryotic) (dị hạch), sợi nấm; có sự tiếp hợp nhân và nhân lên của nhân lưỡng bội, có sự xảy ra phân bào gián phân (mitosis), sự "tuyển chọn" của nhân lưỡng bội và cuối cùng là sự đơn bội hoá một vài nhân lưỡng bội trong khuẩn ty.



Hình 6.1. Một bó sợi bào tử (synnema) của *Arthrobotryum* (Sharma, 1998)



Hình 6.2. Nấm *Collectrichum* [A], *Fusarium* [B], *Endothia* [C](Sharma, 1998)

Tầm quan trọng

Phần lớn các nấm trong ngành Deuteromycotina đều có tác động trực tiếp hoặc gián tiếp đến cuộc sống hàng ngày của con người. Một số nấm thuộc lớp Hypomycetes như một số loài thuộc giống *Alternaria* gây bệnh gỉ sét ở khoai tây, cà chua và một số cây trồng họ Solanaceae; *Pyricularia* gây bệnh đạo ôn ở lúa; *Cercospora* gây bệnh đốm lá ở bông vải, thuốc lá, *C. apii* gây lở loét ngoài da ở người. Giống *Fusarium* gây bệnh thối đỏ ở mía, thối quả cà chua (*Fusarium solani*), thối khô khoai tây, hư hành tỏi; Các cá thể thuộc chi *Colletotrichum* gây bệnh loét cây, *C. lagenarium* gây bệnh thối hồng ở bầu bí (Sharma, 1989; Lương Đức Phẩm, 2002). Độc tố nấm *Fusarium*, *Alternaria* gây xuất huyết nội quan (dạ dày, ruột, gan,...), rối loạn thần kinh.

Phân loại

Hình dạng, kích thước, vách ngăn, màu sắc và sự trang trí của bào tử là tiêu chuẩn chính để phân loại Deuteromycotina; Song song với việc dựa vào hình thái của bào tử thì sự phát triển của chúng (tân và kiểu phát triển phôi nguyên bào, Kendrick, 1971), hình dạng và sự phát sinh của cuống bào tử đính cũng như sự tụ hợp của chúng trong dạng thể quả xác định (bó sợi bào tử (synnema), cụm cuống bào tử (arceculus), gốc cụm bào tử đính (sporodochium) hoặc túi bào tử phần (pycnidium) cũng là những đặc điểm phân loại quan trọng.

Ainsworth (1973) chia ngành phụ Deuteromycotina theo 3 lớp:

- Khuẩn ty không phát triển hoặc phát triển yếu; dạng cơ thể giống như nấm men và có sự nảy chồi: Blastomycetes
- Khuẩn ty thật; không nảy chồi; sợi nấm bất dục hoặc sinh bào tử trên cuống, không có sự tập trung thành túi bào tử hay cụm cuống

bào tử: Hypomycetes

- Khuẩn ty thật; bào tử tập trung trong túi bào tử hoặc trên cụm cuống bào tử: Coelomycetes

Alexopoulos và Mims (1979) đã đưa ra 3 lớp phụ hình thức là Blastomycetidae, Hypomycetidae và Coelomycetidae.

Lớp Hypomycetes

Đặc tính chung

- Phần lớn các cá thể sống hoại sinh trên thực vật hoặc ký sinh.
- Sợi nấm phát triển mạnh, có vách ngăn và phân nhánh.
- Chủ yếu sinh sản bằng bào tử (Moniliales) nhưng một số chỉ sinh sản bằng phân đoạn (fragmentation) như Rhizoctonia và Sclerotium.
- Bào tử của chúng khô hoặc nhầy nhớt.
- Cả túi bào tử lẫn cụm cuống bào tử đều không có trong sự sinh sản của bất kỳ cá thể nào.

Phân loại

Alexopoulos và Mims (1979) đã công nhận 2 bộ hình thức (Moniliales và Agromycetales) dưới phân lớp hình thức Hyphomycetidae, các cá thể của Hyphomycetes sinh ra bào tử được đặt trong bộ hình thức Moniliales nhưng những dạng thiếu bào tử và sinh sản bằng phân đoạn sợi nấm thì được đặt vào bộ hình thức Agromycetales.

Đặc điểm của bộ Moniliales

Phần lớn cá thể hoại sinh hoặc ký sinh và bào tử của chúng phát triển trên những sợi nhánh chuyên biệt là cuống bào tử (sporophore) hoặc

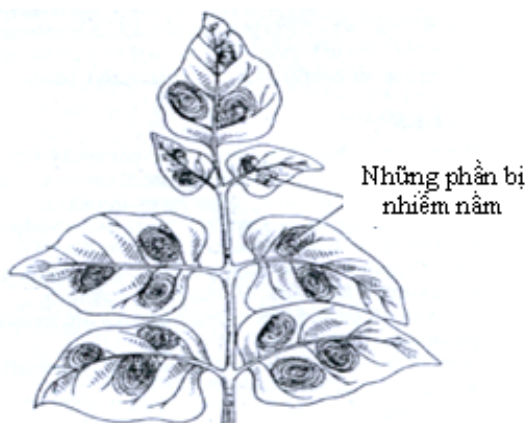
cuống bào tử đính (conidiospore), chúng được đề nghị thành 4 họ hình thức (form-class) sau:

1. Moniliaceae: cuống bào tử tách ra từ một sợi nào đó hoặc không có; bào tử và hệ sợi nằm trong suốt hoặc có màu sáng, đại diện *Monilia*.
2. Dematiaceae: bào tử và hệ sợi nấm màu sậm. Đại diện *Alternaria*, *Curvularia*, *Cercospora*, *Helminthosporium*, *Drechslera*.
3. Tuberculariaceae: bào tử và cuống bào tử đính được sinh ra từ cụm cuống bào tử. Đại diện *Fusarium*.
4. Stilbellaceae: bào tử và cuống bào tử đính phát triển trong bó cuống bào tử đính. Đại diện *Graphium*.

a. Giống ALTERNARIA

*** Đặc điểm**

Nhóm nấm này khá phổ biến, có nhiều loài hoại sinh và gây chết từng phần cây trồng. *Alternaria* là tác nhân gây nhiễm chính trong nuôi cấy trong phòng thí nghiệm. Bào tử của chúng rất phổ biến trong bụi bặm trong nhà, trong không khí và là tác nhân chính gây dị ứng (Hyde và Williams, 1946), một số bệnh về da và vài rối loạn nghiêm trọng ở cơ thể người. Nhiều loài *Alternaria* ký sinh trên thực vật. Trên các cá thể thuộc họ Solanaceae (khoai tây), *Alternaria* cho triệu chứng bệnh rỉ sét sớm hơn là *Phytophthora infestans* (thuộc lớp Oomycetes, tác nhân gây bệnh rỉ sét muộn (late-blight) ở khoai tây), chỉ riêng *Alternaria* được gọi là “bệnh rỉ sét sớm”. Triệu chứng sớm của bệnh là những đốm nhỏ màu vàng nâu trên lá, sau đó lan rộng tạo những vết hình nhẫn đồng tâm; Toàn bộ phiến lá, cuống lá, gân lá và thậm chí cả hệ thống mạch dẫn cũng tổn thương đứt gãy do bị nhiễm. Phần còn lại của ống mạch có màu nâu.



Hình 6.3. *Alternaria solani* trên khoai tây (*Solanum tuberosum*)(Sharma, 1998)

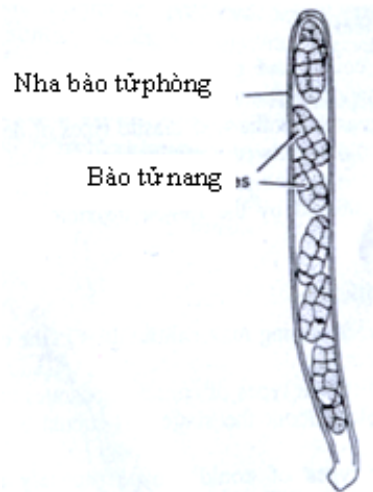
Alternaria alternata (= *A. tenuis*) là nguyên nhân gây bệnh “đốm đen” trên lúa mì trong khi *A. triticina* gây bệnh rỉ sét (thối khô lá) (Bhownik, 1969). *A. brassicae* và *A. brassicicola* tấn công trên hạt Brassica (họ cải bắp) còn *A. solani* (hình 6.3) gây bệnh rỉ sét sớm trên khoai tây và các loài khác thuộc họ Solanaceae; Một vài loài *Alternaria* khác (với ký chủ của chúng trong ngoặc đơn) là *A. citri* (trên lá họ cam quýt *Citrus* sp.), *A. helianthi* (trên hướng dương *Helianthus annuus*) và *A. palandui* và *A. porri* gây cháy lá trên hành tây, tỏi.

- Hệ sợi nấm

Màu nâu sáng, mảnh, phân nhánh mạnh, sợi nấm có vách ngăn trước hết là gian bào, sau đó có thể trở thành nội bào.; Mỗi tế bào thường có nhiều nhân. Theo Knox-Davis (1979) thì những tế bào sinh dưỡng của *A. brassicicola* chứa từ một tới nhiều nhân, đầu mút tế bào sợi nấm có 27 nhân và những tế bào già có đến 33 nhân.

- Sinh sản

Giống *Alternaria* chủ yếu sinh sản bằng cách tạo bào tử đính; Giai đoạn hoàn chỉnh của *Alternaria* là *Pleospora infectoria* (hình 6.4) – một loại nấm Loculoascomycetous (Webster, 1980).



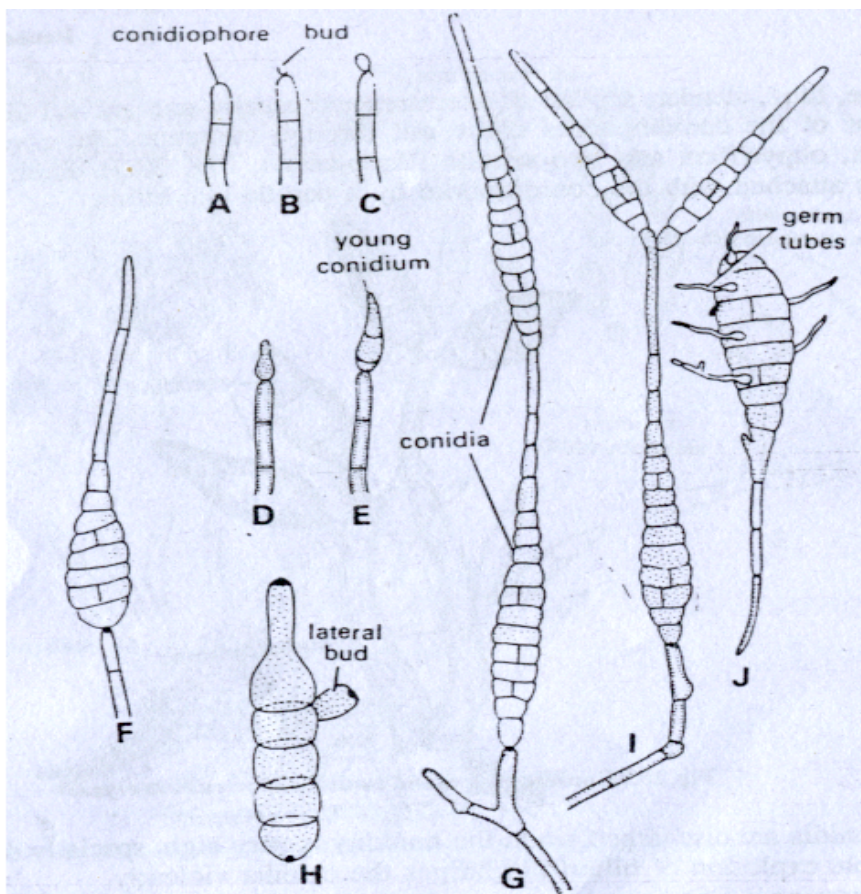
Hình 6.4. Một nha bào tử phòng (ascus) của *Pleospora infectoria* – một loại nấm

Loculoascomycetous – giai đoạn hoàn chỉnh của *Alternaria* (Sharma, 1998)

Bào tử đỉnh phát triển trên cuống bào tử đỉnh ngắn, sậm màu và thường vô định hình; Một bào tử phát triển như là chồi ngọn của tế bào đỉnh trên cuống bào tử đỉnh (hình 6.5. A-D); Nó không phát triển bằng cách thắt eo và mở rộng phần chót tế bào của cuống bào tử. Những bào tử non được phân cách bằng vách ngăn ngang (hình 6.5. E) với sự phát triển của vành hình khuyên vào bên trong (Campbell, 1970); Trung tâm mỗi vách ngăn có một lỗ thông nội chất giữa các tế bào của bào tử, sau đó một số tế bào phân cách bởi vách ngăn dọc (hình 6.5. F). Nhóm bào tử với vách ngăn và dọc như thế được gọi là dạng quả dâu (muriform) hoặc bào tử lưới (dictyospore), thường thì phần chóp bào tử nảy chồi và cuối cùng tạo thành sợi của bào tử (hình 6.5. G).

Đôi khi chồi có thể phát triển từ tế bào thấp hơn hay gắn vào bào tử tạo nên nhánh của sợi bào tử (hình 6.5. H-I). Sự mở rộng thêm của sợi bào tử sẽ ngưng khi có sự bịt kín lỗ nền bào tử; Bào tử chín là một quả thể nhiều nhân có vách ngang và dọc; Nó được bao quanh bởi 2 lớp vách, tầng ngoài có sắc tố của tế bào, tầng trong trong suốt (Campbel, 1969, 1970).

Theo Knok-Davies (1979) cuống bào tử chín chứa vài nhân (0-3) trong khi bào tử chứa 1-2 nhân, Purkayastha và cộng sự (1980) đã nghiên cứu siêu cấu trúc bề mặt của 5 loài *Alternaria* gây bệnh (*A.longissima*, *A.cassiae*, *A.tenuissima*, *A.raphani* và *A.sonchi*); Các hạt bào tử được phát tán nhờ gió, gặp điều kiện nhiệt độ và độ ẩm thích hợp bào tử nảy mầm tạo từ 5 đến 10 ống (hình thành sợi nấm)(hình 6.5. J).



Conidiophore = cọng mang t1ui bào tử, bud = chồi, conidia = bào tử đỉnh, germ tube = ống mầm, lateral bud = chồi hông, young conidium = bào tử đỉnh non

Hình 6.5. A-F sự phát triển bào tử đỉnh của *Alternaria solani*; G, 2 bào tử đỉnh thành chuỗi của *A.brasicae*; H, bào tử nảy chồi của *A.brasicicola*; I, chuỗi bào tử phân nhánh của *A.brasicae*; J, bào tử nảy chồi của *A.brasicicola* (Sharma, 1998)

Kiểm soát bệnh thối lụi

Sự luân phiên mùa vụ là có lợi vì bệnh chủ yếu từ đất trồng; Thuốc phun trừ nấm tốt nhất là loại có chứa đồng hoặc kẽm, cách khoảng 15 ngày trong phạm vi kiểm soát dự phòng. Azariah và cộng sự (1962) chủ trương sử dụng hỗn hợp Bordeaux trong khi đó Mathur và cộng sự (1971) thì giới thiệu phun Zineb và Dithane M-45.

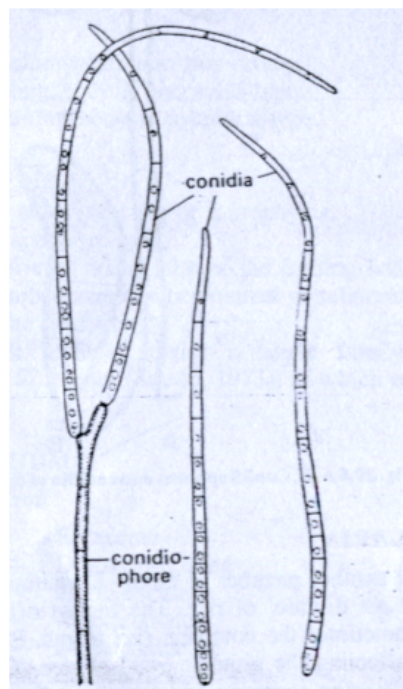
b. Giống CERCOSPORA

Đặc điểm

Giống như *Alternaria*, *Cercospora* cũng là một chi lớn trong họ Dematiaceae, được đại diện bởi trên 2000 loài (Ellis, 1971) nhưng số lớn xuất hiện rất nhiều và hầu như đồng dạng (Webster, 1980). *Cercospora* là nguyên nhân gây bệnh đốm lá trên cà chua, rau diếp, khoai tây, bông vải, lúa, đậu phộng, ớt, đậu trướng cút (pigeon pea - arhar), củ cải đường, thuốc lá... và nhiều cây trồng kinh tế quan trọng khác; *C. personata* là tác nhân gây bệnh đốm gạch nâu ở đậu phộng (*Arachis hypogaea*), *C. gossypina* gây bệnh đốm lá trên bông vải (*Gossypium herbaceum*) và *C. oryzae* gây bệnh gạch nâu trên lúa, *C. apii* gây bệnh trên người và có thể là nguyên nhân gây những vết lở loét trầm trọng trên mặt trông rất kinh khủng. (Emmons và ctv, 1975). Hệ sợi nấm phát triển mạnh, phân nhánh và có vách ngăn mỏng, sợi nấm nội bào, giác mút phân nhánh tìm thấy ở *C. personata*; Hệ sợi nấm cả bên trong và bên ngoài tìm thấy ở *C. arachidicola*.

Vào thời điểm hình thành bào tử đỉnh, sợi nấm tập trung thành khối dày đặc dạng quả cầu gọi là chất nền (stroma), chất nền phát triển bên dưới lớp biểu bì trong những lỗ hổng dưới khí khổng của lá; Bào tử đỉnh phát triển trên vách ngăn những cuống bào tử màu sẫm, có những biến đổi rất lớn về kích thước của bào tử và cuống bào tử; Bào tử dài, mảnh, hẹp, thon nhọn và chứa rất nhiều vách ngăn ngang (hình 6.6). Sự phát triển của những cuống bào tử ghép thành cụm sẫm màu, cong gập như đầu gối, thường chúng thò ra ngoài chất nền của tế bào lá cây chủ, sự phóng

thích bào tử khỏi cuống bào tử dính tạo vết sẹo nhỏ nơi nó gắn vào, bào tử phát tán hiệu quả nhờ các giọt mưa, gặp điều kiện nhiệt độ và ẩm độ thích hợp, mỗi bào tử nảy mầm và tạo nên hệ sợi nấm mới.



Conidiophore = cọng mang túi bào tử

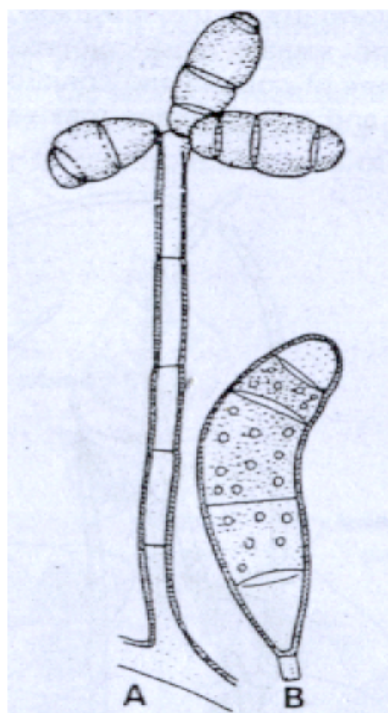
Hình 6.6. Cuống bào tử và bào tử của *Cercospora beticola* (Sharma, 1998)

Giống CURCULARIA

Đặc điểm

Nó cũng là một thành viên của họ Dematiaceae của bộ Moniliales, nó được giới thiệu trên 30 loài; Curvularia tìm thấy trên lúa (Benoit và Mathur, 1970) và nhiều cây trồng khác. Là tác nhân gây bệnh đốm lá, bệnh rỉ sét (thối khô), biến dạng hạt, biến màu (bạc màu) hạt và thậm chí thối rễ; Giai đoạn hoàn chỉnh đã được biết là dạng loài của Cochliobolus, một thành viên của Loculoascomycetes. Cuống bào tử đứng thẳng, sợi lớn (marconematous) và sợi đơn (mononematous). Bào tử xoắn

thành vòng trên cuống bào tử. Bào tử thường cong. Có 3 bào tử trên một đế là nhiều nhất (hình 6.7); Sự lồi lên của rốn hạt bào tử trên đế gặp ở một vài loài như *C.combopogonis*, đôi khi cuống bào tử phát triển trên chất nền.



Hình 6.7. Cuống bào tử và bào tử của *Curvularia lunata* (Sharma, 1998)

Giống PYRICULARIA

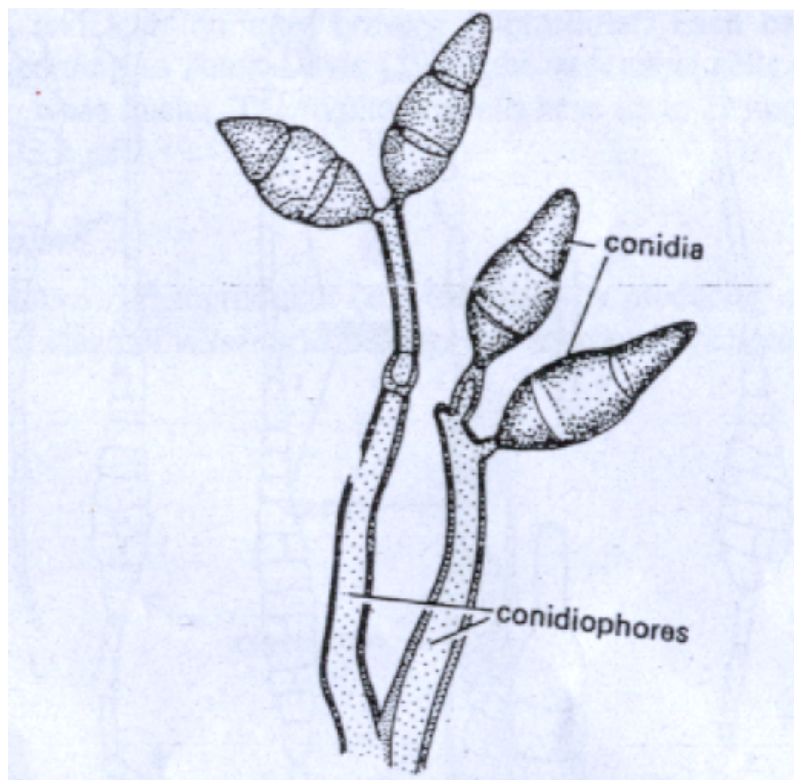
Đặc điểm

Pyricularia là một thành viên của họ Dematiaceae, bộ Moniliales; *P. oryzae* là nguyên nhân chính gây bệnh đạo ôn (nổ lốp) ở lúa; Nấm bệnh thường giết chết hoàn toàn cây con, đôi khi trên lúa trưởng thành, nó cũng nhiễm trên nhiều thực vật như cỏ mần trầu voi (*Eulalia coracana*) và kê (*Setaria italica*).

Hệ sợi nấm phát triển và phân nhánh, có vách ngăn, sợi nấm nội bào hoặc gian bào, tế bào thường nhiều nhân, cuống bào tử thường đơn, dài, mảnh, có hoặc không có vách ngăn, và thường không phân nhánh. Một nhóm cuống bào tử mọc trên chất nền, bào tử màu nâu nhạt, dạng quả lê ngược và có 2 vách ngăn (tạo 3 ngăn) (hình 6.8); Mỗi bào tử gắn với cuống bào tử bởi rốn hạt (hilum) như nhú lồi.

Bào tử được phóng thích khi ẩm độ rất cao đặc biệt vào ban đêm, có thể sự vỡ ra của rốn hạt gây phóng thích bào tử.

Massarina, một nấm Loculascmycetes được giới thiệu như giai đoạn hoàn chỉnh của *Pyricularia aquatica*, trong khi đó giai đoạn hoàn chỉnh của *P. grisea* là *Magnaporthe grisea* lại là nấm Pyrenomyceteous.



Conidia = bào tử đính, conidiophore = cọng mang túi bào tử

Hình 6.8. Cuống bào tử và bào tử của *Pyricularia oryzae* (Sharma, 1998)

Giống FUSARIUM

Đặc điểm

Fusarium là chi lớn nhất trong Tuberculariaceae, chúng hoại sinh hoặc ký sinh trên nhiều cây trồng, cây ăn trái và rau. Nó là nguyên nhân chính làm héo rũ cây chủ. Hệ sợi nấm lan toả khắp mô mạch và lấp kín mạch gỗ. Sự lấp mạch gỗ sẽ cản trở quá trình chuyển vận nước làm héo cây (hình 6.9 A), Fusarium cũng sản xuất một số chất độc tiết vào mạch dẫn cây chủ cũng có thể gây héo rũ, nhiều loài thực vật bị Fusarium tấn công (hình 6.9. A). Sau đây là vài loài Fusarium gây bệnh héo lá và cây chủ (trong ngoặc đơn): *F. udum* (trên đậu sắn *Cajanus cajan*), *F. oxysporum* bv. *licopersici* (trên cà chua *Lycopersicon esculentum*), *F. lini* (trên cây lanh *Linum usitatissimum*) *F. solani* (trên khoai tây *Solanum tuberosum*) và *F. orthoceras* (trên đậu mơ-đậu Thổ Nhĩ Kỳ *Cicer arietium*).

Hệ sợi nấm phân nhánh, có vách ngăn, sợi nấm thường không màu, chuyển màu nâu khi già. Hệ sợi nấm sản sinh độc tố tiết vào hệ mạch gây héo cây chủ.

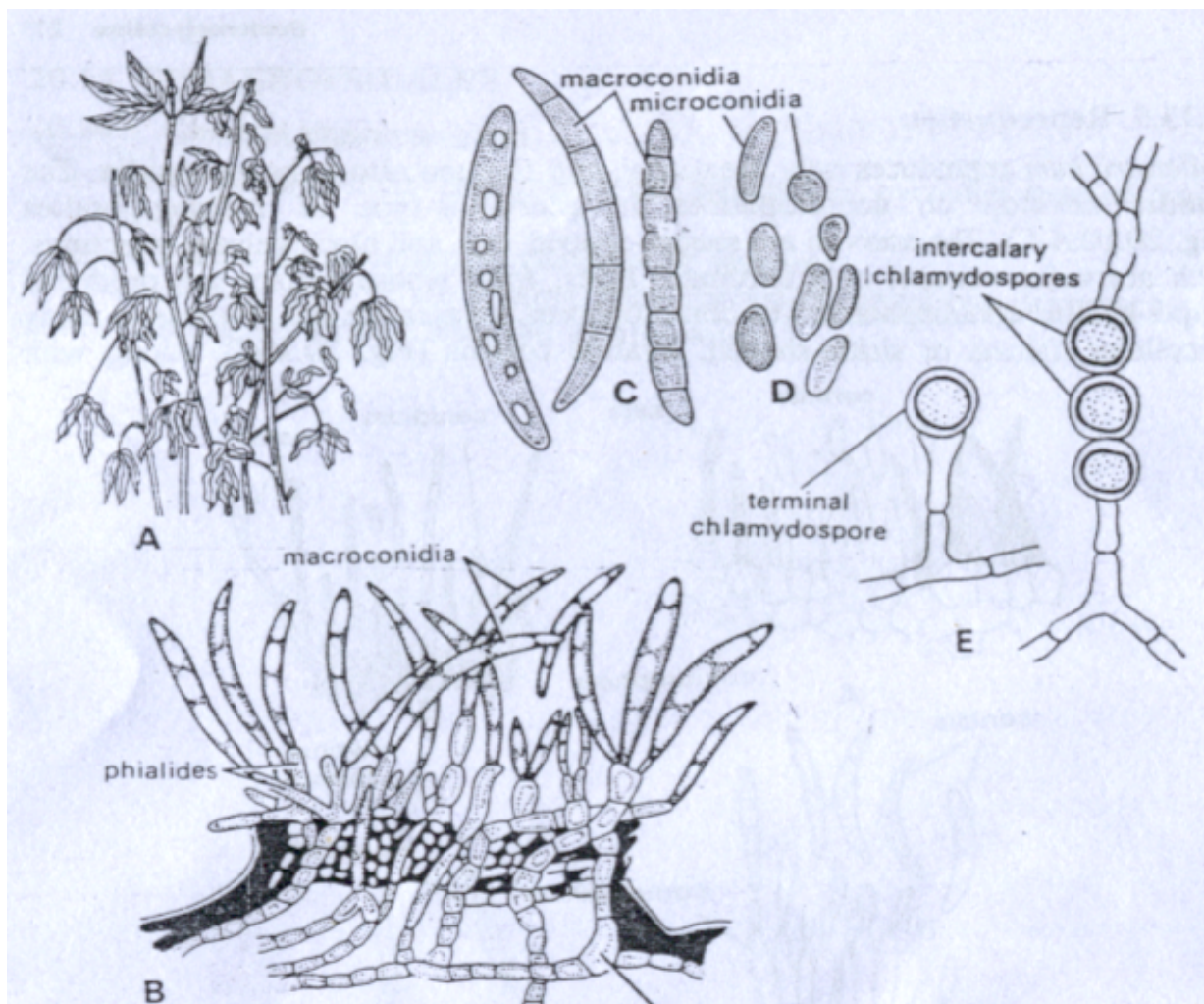
Sinh sản

Fusarium sinh sản vô tính trung bình giữa 3 kiểu bào tử vô tính là bào tử đính lớn (Macroconidia), bào tử đính nhỏ (Microconidia) và bào tử vách dày (hậu bào tử - Chlamydospores). Macroconidia dài, nhiều nhân, hình liềm hoặc thân cong sinh ra từ cuống bào tử. Đầu và cuối bào tử lớn thuôn nhọn (hình 6.9 C); Một vài loài bào tử lớn tách rời và không gắn trên cuống bào tử, những tế bào sinh bào tử lớn gọi là thể bình (phialide) (hình 6.9.B).

Tiểu bào tử đính thường đơn nhân đôi khi 2 ngăn, hình cầu hoặc hình trứng được sinh ra từ một thể bình hay những cuống bào tử phân nhánh hoặc không phân nhánh (hình 6.9 D); Tiểu bào tử đính thường được giữ trong một nhóm nhỏ và tiểu bào tử đính của Fusarium rất giống bào tử

của *Cephalosporium* vì thế giai đoạn này thường được qui vào nấm *Cephalosporium*.

Bào tử vách dày (hình 6.9 E) hình tròn hoặc hình trứng, vách dày, nằm tậm cùng hoặc chen giữa các sợi nấm giả. Chúng có thể phát triển đơn hoặc thành chuỗi, chúng tách ra và mọc các ống mầm nếu bào tử gặp điều kiện thuận lợi, Hậu bào tử hay bào tử vách dày rất bền và tồn tại độc lập trong thời gian dài.



Hình 6.9. A, *Fusarium udum* gây bệnh héo lá (trên đậu sắn *Cajanus cajan*); B, cuống sinh bào tử và bào tử dính lớn; C, đại bào tử dính

(macroconidia); D, tiểu bào tử đính (microconidia); E, bào tử vách dày (hậu bào tử)(Chlamydospore)(Sharma, 1998)

Lớp Coelomycetes

Đặc tính chung

1. Nhóm này ký sinh và hoại sinh trên thực vật có mạch trên cạn. Một số ký sinh bậc hai trên nấm khác.
2. Tảo là thể quả thật, hệ sợi nấm có vách ngăn.
3. Không có tế bào chồi.
4. Bào tử và cuống bào tử sắp xếp trên túi bào tử hoặc cụm cuống bào tử.
5. Túi bào tử bề mặt hay nằm sâu bên trong, hình cầu, trái phẳng hoặc hình đĩa, một vách tạo những tế bào cùng đường kính.
6. Cụm cuống bào tử nằm bên trong chất nền thiếu phần bên và trên vách (Sutton, 1973)
7. Bào tử đơn bào, rụng sớm, trong suốt hoặc có sắc tố tế bào.

Phân loại

Sutton (1973) đề nghị Coelomycetes vào 2 bộ:

1. Melanconiales: thể quả kiểu cụm cuống bào tử.
2. Sphaeropsidales: thể quả kiểu túi bào tử phần.

Đặc điểm bộ Melanconiales

1. Các cá thể ký sinh hoặc hoại sinh trên thực vật
2. Thể quả kiểu cụm cuống bào tử.
3. Mô chất nền giới hạn cơ sở của thể quả.
4. Thể quả dưới lớp cutin, dưới biểu bì, hoặc dưới chu bì và vỡ ra bởi sự rạn nứt của mô vật chủ.

Melanconiales có một họ Melaconiaceae (Sutton, 1973) với giống *Colletotrichum* được mô tả ở đây.

Đặc điểm bộ Sphaeropsidales

1. Tính chất chủ yếu là thể quả dạng túi bào tử phấn.
2. Cá thể có kích thước hiển vi ký sinh hoặc hoại sinh.
3. Màng bao quanh thể quả là nhu mô giả.
4. Bào tử định dạng từ các vách ngăn.

Giống COLLETOTRICHUM

Đặc điểm

Nó được mô tả có 11 loài (von Arx, 1957; Sutton, 1973). Nhưng Alexopoulos và Mims (1979) thì đề xuất trên 1000 loài hình thức trong giống này đã được mô tả trước đây, phần lớn chúng trùng tên. Theo ý kiến gần nhất của Baxter và cộng sự (1985), Colletotrichum được giới thiệu có 21 loài: *C. coccodes*, *C. dematium*, *C. gloeosporioides*, *C. graminicola*, *C. falcatum* và *C. capsici*... là những loài thường gây bệnh thán thư (anthracnose).

- Bệnh thối đỏ ở mía

Đây là bệnh thường gặp ở mía do *C. falcatum*, nấm tấn công chính vào thân và lá (hình 6.10), phiến lá trở nên nhạt hoặc đỏ sậm và rủ xuống, thân có nhiều vết nứt và

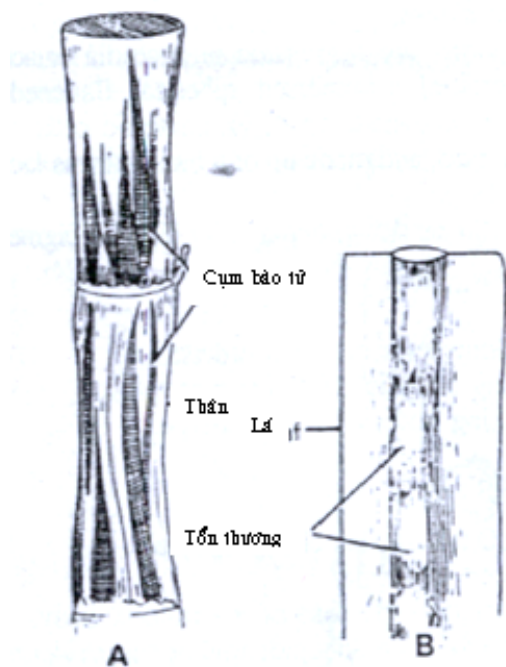
lớp màng sợi đỏ phát triển dọc thân; Sự hoá đỏ chủ yếu ở bó mạch, đôi khi vào tận trong ruột và thân bị thối, rút ngắn tại các đốt.

- Sợi nấm

Nội sinh, sợi nấm mảnh, phân nhánh, không màu, có vách ngăn, sợi nấm có nội bào và gian bào; Nhiều hạt dầu được sản xuất trong mỗi tế bào của hệ sợi nấm; Khi chín sợi nấm trở nên sậm màu và bện xoắn lại thành dạng chất nền nhỏ dưới lớp ngoài cùng.

- Sinh sản

Colletotrichum chỉ sinh sản vô tính bằng bào tử đính, bào tử đính phát triển trên cuống bào tử trong dạng thể quả là cụm cuống bào tử (hình 6.11 A-C); Cụm cuống bào tử có dạng đĩa phẳng, mặt sau có cấu trúc phần mịn, mỗi cụm cuống bào tử gồm lớp chất nền, bề mặt sản sinh cuống bào tử trong suốt (hình 6.11.C). Cuống bào tử không có vách ngăn kéo dài đơn bào, dạng liềm, cong, bào tử trong suốt. Cùng với bào tử và cuống bào tử là các lông cứng trên mỗi cụm cuống bào tử, lông dài cứng, thuôn nhọn, không phân nhánh và đa bào cấu trúc như tơ cứng (hình 6.11.A-B) và Frost (1964) mô tả một vài loài của *Colletotrichum* có hoặc không có lông cứng có thể được kiểm soát bởi sự thay đổi độ ẩm.



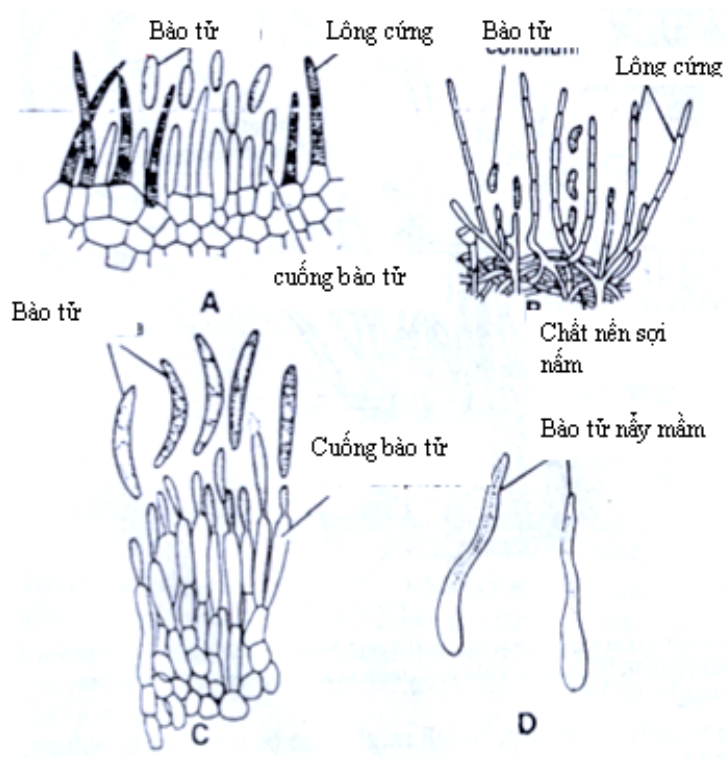
Hình 6.10. *Colletotrichum falcatum*. A, cụm bào tử trong thân; B, cụm bào tử trên lá (Sharma, 1998)

Sự hình thành một số lớn của bào tử gây nứt gãy trên biểu bì vật chủ, gặp điều kiện thuận lợi, mỗi bào tử mọc từ một đến nhiều ống mầm để hình thành hệ sợi nấm (Hình 6.11.D); Đĩa bám là dạng của *Colletotrichum* trong nuôi cấy (Sutton, 1962, 1968)

Sợi nấm già đôi khi hình thành vách dày, màu nâu sậm, hình cầu hoặc không đều gọi là hậu bào tử (Chlamydospores), Nó có thể ở tận cùng hoặc chen giữa sợi nấm và tồn tại trong thời gian dài và khi tách ra chúng cũng mọc mầm để hình thành sợi nấm mới.

Theo von Arx (1957) 'Sclerotia' cũng là một dạng đặc biệt của Colletotrichum,

Glomerella tucumanensis là một nấm túi (Ascomyceteous) được coi như giai đoạn hoàn chỉnh của Colletotrichum falcatum.



Hình 6.11. Cụm bào tử của Colletotrichum lindemuthianum; B, cụm bào tử của C. falcatum; C, cuống bào tử và bào tử đỉnh của C. graminicola; D, bào tử nảy mầm (Sharma, 1998)

Vai trò hữu dụng của nấm trong chế biến thực phẩm
Đây là tài liệu về vai trò hữu dụng của nấm trong chế biến thực phẩm

GIỚI THIỆU

Sự phát triển và hoạt động trao đổi chất của nấm (nấm men và nấm mốc) trong thực phẩm có thể có những ảnh hưởng khác nhau. Mặt khác hoạt động của nấm đã được khai thác bởi con người cho mục đích sản xuất và chế biến thực phẩm. Thực tiễn thu được quả thể nấm rơm cũng như sự ứng dụng nấm mốc để chuẩn bị thực phẩm lên men đã trải qua nhiều thế kỷ. Gần đây là nấm sợi cũng như nấm men đã được nuôi cấy để thu được thực phẩm dinh dưỡng giàu đạm cho con người và vật nuôi. Nấm đóng vai trò quan trọng trong sự lên men công nghiệp để tạo ra nhiều loại phân hoá tố (enzim) và các chất hữu cơ khác. Nhiều trong số này được ứng dụng như thành phần của thức ăn. Gần đây nhất, kỹ thuật tái tổ hợp DNA đã trở nên phổ biến để bổ sung những đặc tính của nấm. Một vài ứng dụng cho công nghệ thực phẩm sẽ được đề cập.

Thực phẩm lên men bởi nấm

Lên men là một trong những kỹ thuật lâu đời nhất của sự chế biến thực phẩm và mang tầm quan trọng kinh tế to lớn. Sự xuất hiện, qui trình chế biến, và sử dụng của thực phẩm lên men đã được viết nhiều (Campbell-platt 1987, Steinkraus 1997). Một vài sản phẩm lên men (phó-mat, bia, rượu, nước tương) đã có kinh nghiệm sản xuất một lượng lớn, với việc sử dụng giống chủng ưu việt, mặt khác nhiều thực phẩm lên men hầy còn được sản xuất sử dụng kỹ thuật truyền thống lâu đời dưới những điều kiện đơn giản hoặc ngay cả nguyên sơ.

Do nhiều nguyên nhân, của nền kinh tế và tính chất yêu cầu của sản phẩm, hầu hết việc lên men thực phẩm không thể tiến hành một cách lợi nhuận dưới điều kiện vô trùng. Thực phẩm lên men vì thế có thể chứa đựng nhiều vi khuẩn, nấm men và nấm mốc, xuất xứ từ vật liệu thô, giống chủng, sự nhiễm trong tiến trình.

Bảng 7.1. Thực phẩm (chọn lọc) lên men bởi giống hỗn hợp (nấm mốc, nấm men, vi khuẩn)

Nấm mốc	Nấm men	Vi khuẩn	Cơ chất	sản phẩm	sử dụng
Actinomucor elegans			Đậu hũ	chao	thực phẩm đậm
Amylomyces rouxii	Endomyces spp. Hyphopichia spp.	Pediococcus spp.Enterococcus spp.	gạo (không nấu)	Ragi	giống chủng làm rượu
Aspergillus oryzaeA. soyae	Zyg. rouxiiTorulopsis spp.	Tetragenococcus halophila; Ent. faecalis	đậu nành + gạo/lúa mạch	Miso	đồ gia vị
A. oryzaeA. soyae group	Zyg. rouxii, Zyg. soyae, Hansennula spp., Torulopsis spp., Candida spp.	Lactobacillus delbrueckii, Tet. halophilaPed. damnosus	đậu nành + lúa mì + muối	Nước tương	đồ gia vị

A. oryzae	Hans. anomala, Sacch. Cerevisiae (saké)	Leuc. mesenteroi-des var saké, Lb. saké	gạo nấu	Saké	rượu
Monascus purpureusM. rubber,M. pilosius			gạo nấu	Ang- kak(gạo lên men với mốc đỏ)	chất tạo màu, đồ gia vị, thành phần bổ dưỡng
Penicillium roqueforti	Yarrowia lipolytica	Leuconostoc spp.	Bánh sữa (hoa sữa ép)	Phó-mát kiểu roquefort	thực phẩm đậm, đồ gia vị
P. camemberti	Candida spp.Kluyveromyces spp.Torulopsis spp	Brevibacterium linensLc. lactis ssp cremoris	Bánh sữa (hoa sữa ép)	Phó-mát kiểu Camem- bert	thực phẩm đậm, đồ gia vị
P. nalgiovenseP. chrysogenum		Mirococcus spp.Staphylococcus spp.Pediococcus spp.Lactobacillus spp.	thịt (xúc xích)	Salani	thực phẩm đậm
Rh. oligoporusRh. chinensis,Rh. oryzae,Mucor indicus	Trichosporon beigelii,Clavispora lusitaniase, Yar. lipolytica	Klebsiella pneumoniaeEnterobacter cloacae,Lactobacillus spp.	đậu nành	Tempeh	thực phẩm đậm,thức ăn nhanh

Ở thực phẩm lên men nấm đa giống chủng, sự kích thích từ chất chuyển hoá bởi sự phân giải tương hỗ của cơ chất hoặc bởi sự phóng thích của các sản phẩm phân giải; hoặc sự ức chế bởi sự cạnh tranh sự tạo thành của chất kháng sinh hoặc chất trao đổi kháng vi sinh là các yếu tố quan trọng của sự cân bằng của các quần thể vi sinh vật (Nout, 1995). Theo tính tự nhiên vật lý của cơ chất, sự lên men có thể được phân biệt thành lên men bề sâu hay lên men chìm (liquid fermentation) và lên men bề mặt (solid-state fermentation). Trong lên men bề sâu, chất lỏng phục vụ như một môi trường cho sự phân bố đồng nhất của vi sinh vật và cho sự truyền nhiệt và truyền khối. Lên men bề sâu được sử dụng cho việc chế biến nước giải khát và nước sốt (sauces).

Bảng 1 liệt kê vài thực phẩm lên men trong đó nấm đóng một vai trò thiết yếu.

Thêm vào đó, vật liệu thô của chúng, vi sinh vật lên men đại diện, kiểu của hệ thống lên men (bề sâu hoặc bề mặt) và liên hệ đến nhóm hệ vi sinh vật cho sự lên men thành công cũng được liệt kê. Ở vùng ôn đới, thịt làm chín bởi nấm mốc và phó-mát là chiếm ưu thế bởi *Aspergillus* và *Penicillium* spp. Nấm men đóng vai trò trong các sản phẩm nướng và nước giải khát có cồn. Ở những vùng nhiệt đới và cận nhiệt đới, thực phẩm lên men nấm chiếm ưu thế ở đông và đông nam châu Á. *Rhizopus*, *Amylomyces*, *Mucor*, *Neurospora*, and *Monascus* spp. thường được tìm thấy như hệ vi sinh vật chức năng. Các sản phẩm lên men bởi nấm men từ vùng nhiệt đới bao gồm thức ăn nhanh và nước giải khát có cồn. Sau đây là một vài thực phẩm lên men chọn lọc.

Rượu

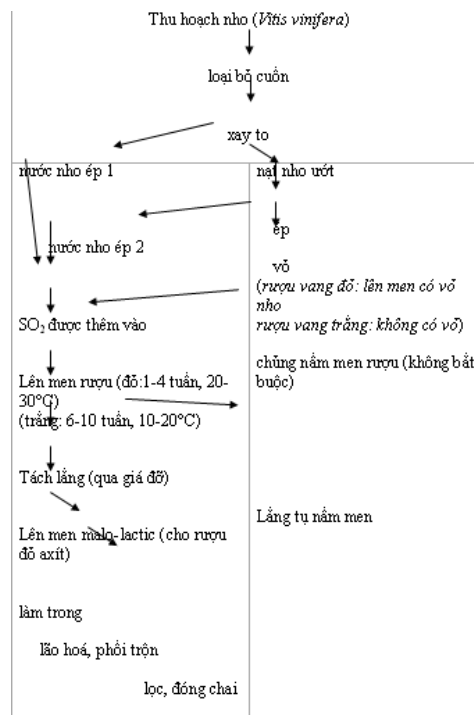
Sự đa dạng của rượu không chỉ vì nhiều hơn 5.000 loại nho (*Vitis vinifera*) mà còn đặc biệt đến điều kiện trồng trọt (địa điểm, đất, khí hậu) và điều kiện lên men. Nguyên tắc cơ bản của làm rượu được tóm tắt ở hình 7.1

Nho phải là không bị lên mốc, trừ phi sự chế biến của rượu ngọt “Sauterne” loại này đòi hỏi mốc *Botrytis cinerea*. Rượu đỏ thì thông thường lên men “trên lớp vỏ”. Thường thì SO₂ được thêm vào 100-150mg/lít để ức chế sự phát triển của nấm men biểu sinh (*Candida*, *Hanseniaspora*, *Kloeckera*, *Pichia*, *Rhodotorula*, *Saccharomyces*, *Torulopsis* spp.) Điều này sẽ thúc đẩy sự chiếm ưu thế tốt của nấm men rượu chọn lọc (*Saccharomyces cerevisiae* thường đồng hành với *Torulopsis stellata*) (cho vào sấp xỉ 106/ml dịch nho. Lưu ý rằng nấm men tạo mùi (hương vị) là cân bằng với nấm men chức năng cho sự lên men rượu. Khi tất cả đường lên men đã cạn kiệt thì sự lên men rượu dừng lại và nấm men được lấy ra để ngăn cản sự mất mùi từ sự tự phân giải của nấm men. Ở rượu axit cao, vi khuẩn axit lactic (*Oenococcus oeni*) được chủng để biến đổi axit malic thành axit lactic, vì thế cho ra rượu vị ngọt hơn.

Phó-mát Camembert

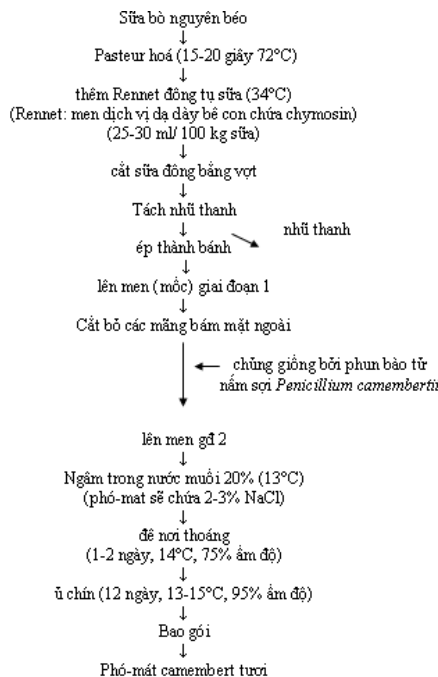
Đây là một của nhiều phó-mát bề mặt chín. Có nguồn gốc từ Normandy, Pháp lần đầu tiên nó được làm bởi Marie Harel vào năm 1791. Năm 1890, M. Ridel phát triển hộp gỗ nổi tiếng tạo điều kiện xuất khẩu với lượng lớn.

Nguyên tắc cơ bản của sản xuất phó-mát Camembert được viết ra như ở hình 7.2. Sau khi sữa đông còn rất non (ép thành bánh sữa), nó được chủng giống bởi bào tử của *Penicillium camembert* bằng cách phun như sương mù. Sau khi ngâm trong nước muối và đưa vào điều kiện thích hợp, sự phát triển của mốc bắt đầu tại bề mặt phó-mát trong suốt giai đoạn ủ. Vỏ cứng của phó-mát Camembert thì mỏng và trắng. Các dòng mốc chủng khác nhau có màu sắc trong khoảng từ xám lục nhạt tới trắng tinh. Bên trong của phó-mát phải là vàng nhạt với trung tâm màu trắng rắn chắc. Trong quá trình chín, các phân hoá tố (enzim) thủy phân đạm và chất béo của *P. camemberti* khuếch tán vào trong phó-mát.



Hình 7.1. Quy trình làm rượu nho

Nhưng tính xốp mềm là vì pH tăng lên gây ra bởi sự phóng thích của NH_3 , nấm men, đặc biệt là *Debaryomyces hansenii*, thường hiện diện trong phó-mát và cũng góp phần làm tăng pH bởi vì sự tiêu thụ của axit lactic. Các phản ứng thủy phân đạm và hoạt động của enzym aminotransferase đóng góp phần lớn vào sự phát triển hương vị. Thông thường sản phẩm được tiêu thụ sau 3-5 tuần. Kiểm định giống thuần chủng, tất cả các dòng *P. camemberti* được biết là có khả năng sản xuất ra độc tố nấm (mycotoxin) axit cyclopiazonic (CPA). Chất này xem ra mang đặc tính bền bởi vì các dòng thu thập nuôi cấy lâu đã không mất đi khả năng tạo ra CPA. Nhiều nỗ lực đã tiến hành để đạt được các dòng đột biến CPA âm tính và các giống chủng đã được tuyển chọn theo tiêu chuẩn này. Cơ hội rủi ro của việc ngộ độc là rất nhỏ. Chỉ mức độ rất thấp của CPA có thể được phát hiện ra ở phó-mát Camembert. Điều này được giải thích bởi sự không ổn định về hoá học của nó trong sự hiện diện của chất amines và sự khuếch tán nghèo nàn từ vỏ cứng vào bên trong. Hơn nữa, CPA thì khó được tạo ra tại nhiệt độ bảo quản $<15^\circ\text{C}$.



Hình 7.2. Quy trình chế biến phó-mát Camembert

Chao (sufu)

Chao (sufu) cũng được viết như fu-ru, là do hoa sữa đậu nành lên men mốc có mùi khá nặng (Su, 1986). Chao được sản xuất chủ yếu ở Trung Quốc cho tiêu thụ nội địa và xuất khẩu, sản lượng hàng năm ước tính ít nhất 300 triệu tấn. Chao được tiêu thụ như một chất gia vị, ví dụ với cơm điểm tâm sáng hoặc bánh mì hấp.

Chao được làm từ khối đậu hũ (thu được từ kết tủa sữa đậu nành). Đậu hũ được dùng làm chao cứng hơn bởi ép hoặc được xử lý hơi nóng nhanh, và tuần tự được chủng giống trên bề mặt và ủ ở ẩm độ cao tại nhiệt độ $20-35^\circ\text{C}$, tùy thuộc vào địa điểm và mùa (trong năm). Các loại nấm mốc tham gia chủ yếu là *Actinomucor* và *Mucor* spp. Những nhà máy sản xuất lớn có sử dụng giống thuần chủng, chẳng hạn như *Actinomucor elegans*, ngược lại tại các cơ sở sản xuất nhỏ, sử dụng rơm lên mốc để chủng lên khối đậu hũ với một hệ vi sinh vật hỗn hợp của nấm mốc và vi khuẩn. *Actinomucor elegans* không phát triển tốt ở nhiệt độ vượt quá 25°C , các mốc khác ví dụ như *Mucor hiemalis* hoặc *Rhizopus chinensis* được sử dụng ở nhiệt độ cao hơn. Sau vài ngày khối đậu hũ được bao phủ với một lớp dày của sợi nấm như bông gòn. Sản phẩm trung gian được gọi là

pehtze-đậu hũ lên mốc. Pehtze đã trở thành một nguồn enzym thủy phân đạm, và đạm đậu nành phần lớn đã được phân cắt.

Bước kế tiếp muối và ngâm nước muối với mục đích bảo quản sản phẩm trong khi đó cho phép sự trưởng thành về mặt enzym mà cuối cùng sẽ cho ra cấu trúc mềm, mùi và vị nặng theo yêu cầu. Sử lý đầu tiên với muối (hạt, bột) với mục đích là làm tăng lên nhanh chóng hàm lượng muối khoảng 15%. Bước kế tiếp các pehtze muối được đặt vào các keo/lọ và bơm đầy với nước muối hoặc hỗn hợp nước chan để chao chín. Thành phần của nước muối để chao chín ảnh hưởng mạnh mẽ đến tính chất của sản phẩm cuối cùng. Nó luôn chứa 10-12% NaCl, và rượu gạo 10% hàm lượng ethanol. Sản phẩm rất nổi tiếng là chao đỏ, trong nước ngâm chao này có chứa ang-kak (xem Bảng 8.1). Ang-kak không chỉ cho sắc tố cam và đỏ mà còn chứa đựng nhiều phân hoá tố (enzim) tích cực góp phần vào sự phân cắt và tạo hương vị của chao. Chao có thể có sự hiện diện của vi khuẩn *Tetragenococcus halophila*. Sau nhiều tháng để chín, các keo được làm sạch bên ngoài, dán nhãn và phân phối cho việc tiêu thụ.

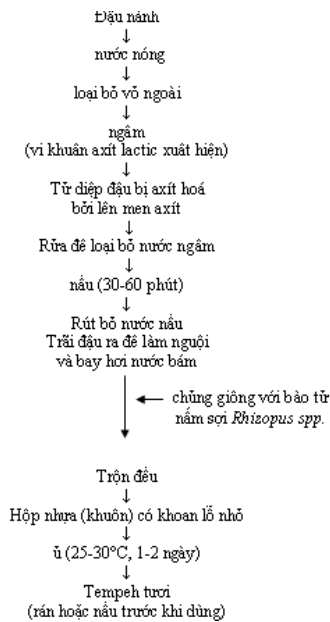
Tempeh

Tempeh có nguồn gốc từ Java, Indonesia nhưng cũng được phổ biến ở Hà Lan và nó đã đạt được thị trường tiêu thụ đáng kể ở Mỹ, châu Âu và Úc. Tempeh là một bánh có thể thái (cắt) được, thu được bởi phương pháp lên men bề mặt với nấm của những hạt đậu, ngũ cốc hoặc vật liệu phù hợp khác sau khi đã ngâm rồi nấu. Cơ chất được dùng nhiều và phổ biến nhất là đậu nành (Nout and Rombouts, 1990; Wood, 1998). Tempeh cung cấp một nguồn đạm thực vật rẻ tiền giàu dinh dưỡng dễ tiêu hoá và an toàn. Nó thường được ăn chỉ khi sau khi nấu hoặc rán/chiên trong dầu. Quy trình chế biến truyền thống được trình bày ở Hình 7.3. Đậu nành được ngâm và tách vỏ, hoặc tách vỏ khô trước rồi ngâm (cơ giới hoá như ở Hà lan). Trong quá trình ngâm sự lên men lactic tự nhiên diễn ra làm hạ thấp pH của đậu, làm cho chúng phù hợp hơn cho sự phát triển của nấm mốc và chống lại vi khuẩn gây hư hỏng và các mầm bệnh.

Sau khi nấu sôi và làm nguội, đậu được chủng giống truyền thống “usar” (*Rhizopus* spp. hiện diện trên lá cây *Hisbiscus*, hoặc giống thuần chủng trong bột gạo hoặc bột khoai mì. Mốc chức năng chính yếu là *Rhizopus oligosporus* và *R.oryzae*, chúng nảy mầm nhanh ở 37°C và sự phát triển sợi nấm nhanh của chúng đảm bảo sự chiếm ưu thế và lấn át các dòng tạp nhiễm khác như *Aspergillus* spp. trong vòng 30 giờ các đậu rời rạc đã được kết chặt lại nhau tạo thành khối rắn. *R.oligosporus* được khảo sát là thâm nhập khoảng 2mm vào sâu bên trong đậu nấu.

Hoạt động enzym của *Rhizopus* spp. bao gồm enzym thủy phân protein, enzym thủy phân chất béo, enzym thủy phân các hợp chất các-bon và phosphatase. Nhờ hoạt động của các enzym này, một phần các cơ chất mạch dài bị thủy phân thúc đẩy cho sự tiêu hoá dễ dàng.

Quy trình mới cải tiến đã được báo cáo bao gồm tiến trình bán liên tục cho lên men tempeh với nhiệt độ được điều khiển trong thùng lên men xoay vòng.

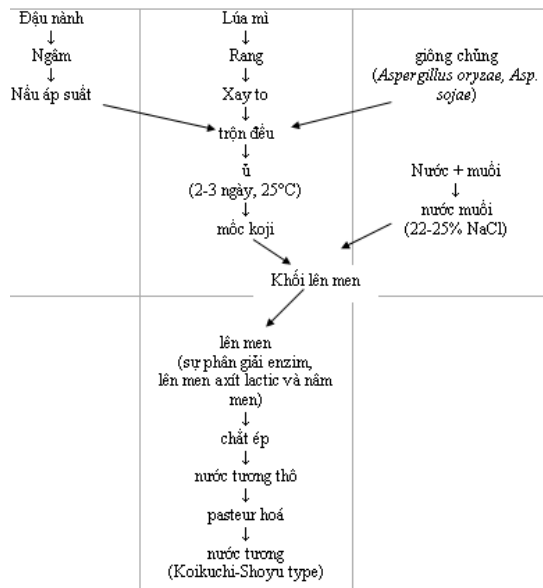


Hình 7.3. Quy trình chế biến tempeh

Nước tương đậu nành

Nước tương đậu nành lên men có nguồn gốc từ Trung Quốc. Ở Nhật có khoảng 3600 công ty, trong đó có 5 công ty lớn nhất sản xuất 1,2 triệu tấn chiếm khoảng 1/2 sản lượng hàng năm. Nước tương có nhiều dạng khác nhau, nhưng Koikuchi-Shoyu là đại diện tốt nhất của nước tương lên men (Yokotsuka and Sasaki 1998). Nó là một chất lỏng nâu xậm trong với thành phần xấp xỉ: 22°Bé, 17% NaCl, 1,6% đạm tổng số, 1% đạm formol, 3% đường khử, 2,3% rượu alcohol và pH 4.7. Về cơ bản của quá trình chế biến (Hình 7.4) bao gồm 3 giai đoạn: làm koji (đậu nành lên mốc), lên men trong nước muối và lọc trong. Làm koji là quá trình lên men bề mặt của hỗn hợp đậu nành nấu/hấp và bột mì rang. Nó được chủng giống với bào tử *Aspergillus oryzae* hoặc *A. sojae* và được ủ ở 25°C trong 2-3 ngày để thu được sự phát triển dày đặc và sự tạo bào tử xanh vàng chỉ ra rằng mức độ cao của enzym đã được tạo ra. Những enzym này bao gồm peptidases, proteinases, glutaminase, amylase, pectinases và cellulases cần thiết cho sự thủy phân từng phần của đạm và các hợp chất carbon của vật liệu thô.

Giai đoạn 2 lên men trong nước muối diễn ra trong mẻ nước muối 22-25% NaCl để vi sinh vật gây hư hỏng không thể phát triển nhưng sự phân cắt enzym vẫn diễn ra. Tuy nhiên, trong 2 tháng đầu ở 15-20°C, vi khuẩn axit lactic (*Tetragenococcus halophila*) và những tháng tiếp theo ở 30°C, nấm men ưa muối (*Zygosaccharomyces rouxii*) sẽ phát triển, vào khoảng thời gian chín, những sản phẩm trao đổi chất của chúng thêm vào thành phần hương vị thực chất thơm ngon của nước tương.



Hình 7.4. Quy trình làm Nước tương đậu nành lên men

Sinh khối nấm và sự chuyển hoá sinh học

Nấm rơm

Nấm rơm (ăn được) rất phong phú và đa dạng, nhưng chỉ một vài loài được phát triển và thương mại hoá. Việc sản xuất nấm rơm thương mại được ước tính 1-2 triệu tấn. *Agaricus spp.* chiếm phần lớn trong tổng số nấm sản xuất. *A. bisporus* trắng là được biết nhiều nhất, nhưng *A. bitorquis* chống chịu vi-rút và *A. bisporus* mũ nâu đang được tăng lên sự chú ý. Sau khi sợi nấm chiếm đóng cơ chất, sự tạo trái được khởi động bởi sự thay đổi điều kiện môi trường (thoáng khí, ẩm độ, nhiệt độ). Quả thể được tạo thành trong số của sự nảy mầm vượt quá khoảng 1-2 tuần. Sau 4-5 đợt thu hoạch, sản lượng giảm xuống và vòng đời bắt đầu lại với cơ chất tươi mới. Cơ chất cũ được sử dụng như thành phần thức ăn gia súc giàu protein. Quả thể lớn kỳ lạ của *Basidiomycete*, *Ustilago maydis* được thu thập và tiêu thụ như nấm rơm, và phổ biến ở châu Mỹ Latinh.

Đạm đơn bào (nấm men, protein nấm)

Nhiều dòng nấm men (*Candida utilis*, *C. tropicalis*, *Yarrowia lipolytica*, *Kluyveromyces lactis*) có thể phát triển với sản lượng tế bào cao trên cơ chất là sản phẩm phụ công nghiệp, ví dụ như nước nhũ thanh (whey) từ làm phó-mat, nước thải từ công nghiệp tinh bột khoai tây, rượu sulfite gỗ, và cặn bã của hợp chất cac-bon. Mặc

dù nhiều qui trình công nghiệp đã được cấp bằng, thế nhưng đạm đơn bào thu được hiện tại là không thể cạnh tranh với các đạm khác (ví dụ như đậu nành).

Sợi nấm của *Penicillium chrysogenum* và *Aspergillus niger* được tạo ra ở một lượng lớn như một sản phẩm phụ của sự lên men sản xuất kháng sinh, phân hoá tố (enzim) axit hữu cơ... khuẩn ty của nấm không độc là một thành phần thức ăn lý tưởng bởi vì nó có hàm lượng đạm thô cao (xấp xỉ 12% trên trọng lượng tươi). Khuẩn ty được sử dụng như thành phần thức ăn gia súc. Giống như vậy, sợi nấm của dòng *Fusarium venenatum* được sử dụng cho sản xuất công nghiệp protein cho ngành dệt may (Wiebe et al., 1996).

Sản phẩm tìm thấy cho sự ứng dụng như thịt thay thế trong bánh nhân táo thơm, súp... Sử dụng đạm vi sinh cho sự tiêu thụ của con người và vật nuôi là bị giới hạn bởi hàm lượng axit nucleic của nó. Tổ chức WHO khuyến

cáo mức độ tối đa của axit nucleic là 2% trong thực phẩm. Trong khi đạm vi khuẩn chứa mức độ khá cao axit nucleic, đạm nấm (*F. venenatum*) chứa khoảng 6-13%.

Làm giàu thêm đạm cho thực phẩm tinh bột và thức ăn gia súc

Do có khả năng phân cắt vật chất các-bon, nấm là hữu dụng trong việc nâng cao giá trị dinh dưỡng của các sản phẩm phụ nông-công nghiệp sau chế biến, chẳng hạn như tinh bột chứa trong chất cặn bã khoai lang (Yang et al., 1993) hoặc bã mía đường cellulose (Moo-Young et al., 1992). Cho mục đích thêm vào các nguồn đạm rẻ tiền như $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ và urea có thể biến đổi thành đạm vì thế làm giàu dinh dưỡng thêm cho thức ăn. Sản phẩm cuối cùng (sau vài ngày lên men) có thể chứa đạm xấp xỉ 30% đạm thô trên trọng lượng khô, khi sử dụng nấm *Aspergillus niger*, *Rhizopus* spp. và *Neurospora sitophila*.

Thành phần thức ăn và gia vị có nguồn gốc từ nấm mốc

a. Axit hữu cơ

Axit hữu cơ được tạo ra bởi sự lên men có thể phân thành hai nhóm: (i) được tạo ra thông qua lộ trình axit carboxylic, (ii) được tạo ra trực tiếp từ đường glucose.

Ở nhóm (i), axit citric là axit hữu cơ quan trọng nhất được tạo ra bởi sự lên men. Sản lượng hàng năm ước tính khoảng 400.000 tấn được làm chủ yếu với *Aspergillus niger* nhưng *Yarrowia lipolytica* cũng được sử dụng. Hệ thống nuôi cấy bề mặt cũng như bể sâu (chìm) được sử dụng cho sự biến đổi những nguồn carbon rẻ tiền (mật đường) và n-alkanes. Axit citric được sử dụng rộng rãi trong công nghiệp thực phẩm, chất hương vị...

Trong nhóm (ii) axit gluconic (50.000 tấn/năm) được làm ra chủ yếu với vi khuẩn, nhưng *A. niger* và *A. foetidus* được sử dụng trong các qui trình nuôi cấy bề mặt và nuôi cấy chìm. Axit lactic (30.000 tấn/năm) được làm ra chủ yếu với vi khuẩn lactic, nhưng cũng với *Rhizopus oryzae* và có những ứng dụng rộng rãi trong công nghiệp thực phẩm như chất axit, nhân tố bảo quản, bột nướng ... (Mattey, 1992).

b. Chất béo (lipids)

Hàm lượng chất béo của nấm đôi khi có thể cao đến 60-80% sinh khối khô. Tuy nhiên, chất dầu và chất béo động và thực vật là rẻ tiền hơn để sản xuất, vì thế chỉ những sản phẩm đặc sản thì việc lên men là sự quan tâm về mặt kinh tế. Nói riêng, khả năng tích lũy axit béo không no từ nấm là lý thú về quan điểm dinh dưỡng. Nhiều nấm mốc được sử dụng thương mại để tạo ra axit γ -linolenic, trên nguồn đạm và cac-bon rẻ tiền (bã nhỏ, tinh bột, mật rỉ đường), *Mucor javanicus* và *M. rouxii* có thể phát triển trong môi trường nuôi cấy chìm ở sản lượng axit γ -linolenic 0,33g/l. Những trường

hợp như thế hàm lượng lipid là 7-11% của sinh khối khô và axit γ -linolenic chiếm 17-37% trọng lượng lipid (Lindberg and Hansson, 1991).

c. Phân hoá tố (enzim)

Trong số những phân hoá tố enzym được tạo ra bởi sự lên men, chiếm đa số là enzym thuỷ phân đạm (proteases) và enzym thuỷ phân hợp chất cac-bon (carbohydrases). Enzyme thuỷ phân đạm thu được từ *Aspergillus oryzae*, *Penicillium roquefortii* và *Mucor* spp. được ứng dụng trong chất tẩy rửa, và trong chế biến thực phẩm như làm nhanh chín pho-mat, làm bánh mì, sự làm mềm thịt. Enzim thuỷ phân hợp chất carbon bao gồm enzym thuỷ phân tinh bột (α -amylase, glucoamylase) được tạo ra bởi *Aspergillus oryzae* và *A. niger* và được ứng dụng trong làm bánh mì, ủ bia rượu, và bánh kẹo. Những carbohydrases khác là cellulase được tiết ra bởi *A. niger*, *Penicillium* spp. và *Trichoderma reesei*; enzym thuỷ phân pectin (pectinases) được tạo ra bởi *Aspergillus* spp.; và β -glucanase được tạo ra bởi *A. niger*, *Penicillium* spp. Những enzym này được ứng dụng để thúc đẩy sự tiêu hoá của thực phẩm có sợi, sự tinh lọc nước trái cây và bia... Những enzym quan trọng khác bao gồm enzym thuỷ phân chất

béo (lipases) được tạo ra bởi *Mucor* spp. và *A. niger* ứng dụng cho sự phát triển hương vị các sản phẩm từ sữa. Glucose oxidase được tạo ra bởi *A. niger* đã có nhiều ứng dụng trong thực phẩm và y học...

Mặt khác, có sự phong phú của những cơ chất có thể được tạo ra bởi nấm, bao gồm axit amin, các hợp chất đường, các sinh tố vitamins, phẩm màu và các thành phần hương vị...